Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten

(II. Abhandlung)

von

H. Zukal.

(Vorgelegt in der Sitzung am 10. October 1895.)

1. Die Rinde der Flechten als Schutzmittel der Algen vor allzustarkem Wasserverlust durch die Verdunstung.

Die Rinde der Flechten hat sehr verschiedene Functionen zu erfüllen. Neben der mechanischen Leistung der allgemeinen Körperbedeckung hat sie nämlich die Gonidien und den übrigen Thallus von dem zu starken Verluste des für den ungestörten Verlauf der Lebensthätigkeit so nöthigen Betriebswassers zu bewahren; sie muss aber auch umgekehrt in vielen Fällen das Wasser von aussen aufnehmen und nach innen weiterleiten und so für den Ersatz des durch Verdunstung verursachten Wasserverlustes Sorge tragen. Die Rinde ist ferner die Trägerin verschiedener chemischer und mechanischer Schutzmittel, durch welche der Thallus nicht nur vor dem Thierfrass und vor pflanzlichen Schmarotzern beschützt, sondern auch befähigt wird, allen Unbilden der Witterung und des Klimas jahrelang Trotz zu bieten.

Die Rinde ist ferner der Ort, an welchem der Flechtenorganismus seine zahlreichen Secrete und Excrete mit Vorliebe deponirt. Sie muss endlich bis zu einem gewissen Grade transparent sein und unter allen Umständen so viel Licht durchlassen, als für den Assimilationsprocess der Gonidien erforderlich ist.

Hier speciell haben wir es nur mit jenen Einrichtungen zu thun, durch welche der Thallus und namentlich die Gonidienschichte vor allzugrosser Austrocknung bewahrt werden.

Letztere kann erfolgen entweder durch starke Transspiration, namentlich im directen Sonnenlichte, oder durch das Gefrieren des imbibirten Wassers bei grosser Kälte. Hat der Wasserverlust eine gewisse Grenze überschritten, so verfallen die Flechten in einen latenten Zustand, in welchem sämmtliche Lebensthätigkeiten fast auf Null sinken. Es geht jedoch aus Jumelle's[1] Untersuchungen hervor, dass die Flechten den wasserarmen Zustand nicht beliebig lang ertragen können und dass höhere Flechten nach einer dreimonatlichen Austrocknung und dann erfolgten Wiederbefeuchtung eine sehr herabgesetzte Lebensenergie zeigen, und zwar sowohl in Bezug auf die Assimilation, als auch auf die Respiration. Auch im durchfeuchteten Zustande steht die Aufnahme des Sauerstoffes und der Kohlensäure in einer ganz bestimmten Beziehung zum Wassergehalte.

Da die Rinde der Flechten in den weitaus meisten Fällen aus Pilzhyphen besteht und nur bei den Flechten mit endogenem Thallus aus den bezüglichen Hüllhäuten der Algen, so muss hier vor Allem die Frage aufgeworfen werden: Wie schützt sich der einzelne Pilzprotoplast vor allzugrossem Wasserverlust durch Austrocknung? Die Antwort lautet mit Beziehung auf die Dauerzellen, Sporen und Sklerotien der Pilze: Durch Verdickung und Cuticularisirung der Membranen seltener durch Gallertbildungen und Farbstoffe und Salze. Man beobachtet nämlich an trocken aufbewahrten, dickwändigen Sporen, an »verholzten« Pilzen und Sklerotien, dass sie nur sehr langsam, oft erst nach Monaten, ihren wässerigen Inhalt verlieren und man kann sich überzeugen, dass im Allgemeinen die Transpiration umsomehr herabgesetzt wird, je mehr die Zellhäute verdickt und cuticularisirt sind. Dieselben Mittel nun, welche die einzelne Pilzzelle anwendet, um sich vor dem totalen Verluste des Betriebswassers zu schützen, wenden auch die Hyphen und jener Hyphenverband an, der in seiner

---

[1] Jumelle, Recherches physiologiques sur les Lichens (Revue gén. de Bot.).

Gesammtheit die Rindenschichte bildet. Die Rinde stellt also gewissermassen eine Decke vor, welche selbst nur schwer ganz austrocknet und die auch die unter ihr liegenden Thallusschichten, namentlich die Gonidien, ebenfalls vor Austrocknung bewahrt, indem sie sie vor dem directen Sonnenlichte, beziehungsweise vor der strahlenden Wärme schützt und die Transspiration der Nähralgen herabsetzt. Diese Aufgabe erfüllt selbst die alte Rinde, die in vielen Fällen nicht mehr als lebend angesehen werden kann.

Der feinere Bau der Rinde zeigt grosse Verschiedenheiten und Eigenthümlichkeiten, deren Mannigfaltigkeit jedoch begreiflich ist, wenn man bedenkt, dass sie nicht nur für die Zwecke des Schutzes, sondern auch für die Durchlässigkeit in Bezug auf das Licht und das Wasser angepasst sein muss und dass sie ausserdem auch noch häufig als Ablagerungsstätte für diverse Säuren, Salze und Farbstoffe dient. So zahlreich übrigens die Eigenthümlichkeiten im morphologischen Aufbau der Rinde auch sein mögen, so lassen sich immerhin mehrere Haupttypen unterscheiden, auf welchen sich jeder gegebene Fall mehr oder minder leicht zurückführen lässt. Allerdings gehen die zu erwähnenden Rindentypen in mannigfacher Weise ineinander über. Auch kommt es vor, dass die Rinde an den jüngeren Thallustheilen einem anderen Typus angehört, als an den älteren.

Als ersten Typus will ich den pseudoparenchymatischen anführen, weil er der häufigste ist. Bei dieser Rindenform sind die Hyphen gewöhnlich so durcheinandergeflochten und ihre Zellen derartig zu einem Scheingewebe verschmolzen, dass der Verlauf der einzelnen Hyphe in der Regel nicht mehr erkannt werden kann. Die Dicke dieser Rinde ist sehr verschieden und wird meist durch die Anzahl der Zellreihen bedingt, welche das Pseudoparenchym aufbauen. Dabei ist zu bemerken, dass die oberste, unmittelbar an die Luft grenzende Zellreihe gewöhnlich gefärbt oder mit Flechtensäuren incrustirt ist und ausserdem häufig beträchtlich dickere Zellwände aufweist, als die tiefer liegenden Zellreihen. Der pseudoparenchymatische Rindentypus kommt häufig an den älteren Thallustheilen vieler Strauchflechten, z. B. von *Usnea* und *Bryopogon*, *Cornicularia* und

Sphaerophorus, bei den meisten Laubflechten, wie z. B. bei den laubartigen Cetrarien, bei *Sticha*, *Peltigera*, *Solorina, Nephroma, Parmelia Endocarpon*, *Umbilicaria Gyrophora,* endlich auch bei den grösseren Krustenflechten vor.

Der zweite Typus wird durch die pallisadenartige Rinde repräsentirt. Dieselbe besteht aus parallelen, senkrecht zur Thallusfläche aufgerichteten Hyphen, welche nicht miteinander zu einem Gewebe verschmolzen sind, sondern nur dicht nebeneinanderstehen, wie die Paraphysen in den Apothecien. Dieser Typus kommt gewöhnlich dann zur Entwicklung, wenn die Hyphen einen regelmässigen, orthogonal trajectorischen Verlauf[1] nehmen, wie z. B. in den Spitzen von *Evernia*, *Sphaerophorus*, *Thamnolia* und *Rocella*. Aber nur bei letzterer Gattung kommt der Pallisadentypus zur reinsten Entwicklung, während er bei den übrigen Formen mit senkrecht aufgerichteten Hyphen durch innige Verschmelzung der nachbarlichen Hyphenzweige leicht in den pseudoparenchymatischen Typus übergeht. Letzteres ist auch nach Schwenderer der Fall bei *Imbricaria*, *Pannaria*, *Endocarpon*, *Umbilicaria, Gyrophora*, *Placodium*, *Endopyrenium* etc.

Als dritten Typus will ich die »faserige« (fibröse) Rinde anführen. Bei dieser Rindenform wird der faserige Charakter der die Rinde bildenden Pilzhyphen erhalten und die Hyphen verlaufen entweder parallel der Längsaxe des Thallus, wie z. B. in den Thallusspitzen von *Usnea*, *Bryopogon*, *Cornicularia*, *Ramalina* etc. oder parallel zur Thallusoberfläche, wie bei manchen Physcien, Sticten, Tornabenien, Coccocarpien etc.

Auch die faserige Rinde geht leicht in die pseudoparenchymatische über, indem auch sie gewöhnlich aus mehreren Hyphenschichten besteht, die mehr oder minder innig miteinander verschmelzen können.

Einen vierten Typus stellt die untere Rinde vieler Parmelien vor. Diese besteht gewöhnlich nur aus ein bis zwei Hyphen-

---

[1] Auf diesen Verlauf hat besonders Schwendener im 1. und 2. Theile seiner Untersuchungen über den Flechtenthallus aufmerksam gemacht. Siehe auch dessen Abhandlung: Über die durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in trajectorischen Curven. Monatsbericht der k. Akadem. d. W. zu Berlin 1880, S. 408.

lagen, ist meistens dunkel gefärbt und die stark gekrümmten Hyphen sind in allen möglichen Richtungen so durcheinandergeflochten, dass eine lückenlose Haut entsteht, der man aber ihren Aufbau aus Hyphen sofort ansieht. Nach oben zu geht diese Rinde allmälig in die Markschichte über. Sie scheint übrigens nur im jüngeren Thallus die Flechte vor zu starkem Wasserverlust durch die Verdunstung zu bewahren, im älteren Thallus dagegen stirbt sie häufig ab und hängt dann oft nur in einzelnen Fetzen an der Markschicht, ohne dass durch diesen Umstand das Gedeihen der Flechte alterirt würde. Besonders schön treffen wir diesen Rindentypus entwickelt bei *Cetraria glauca*, *Parmelia perlata*, *P. physodes*, *P. encausta*, *Menegazzia pertusa* etc. Manchmal zeigt auch die obere, parenchymatische Rinde vereinzelte schwarze Stellen und Flecken, welche dann nach demselben Typus gebaut sind, wie die untere Rinde. Die Erklärung dieser Thatsache wird jedoch an einem anderen Orte versucht werden.

Bei vielen niedrigen Krustenflechten endlich besteht der ganze Thallus oft nur aus einem in radialer Richtung fortwachsenden, nicht mehr geschlossenen Mycele, in dem hie und da einzelne Gonidiennester eingestreut sind. Trotzdem bildet sich oft auch hier, namentlich im Centrum des Thallus, eine Art Rinde, indem sich die obersten Hyphen verdicken, bräunen und schwärzen und nicht selten mehr oder minder dicht miteinander verweben, wie wir dies häufig bei *Lithoicea tristis* und verwandten Formen beobachten können.

Ich will diese Rindenform als fünften und letzten Typus aufstellen. Er führt uns ganz allmälig zu den Erscheinungen des Epithallus. Da der letztere aber, da er keine lückenlos geschlossene Decke bildet, die Nähralgen und den übrigen Thallus vor Wasserverlust nicht zu schützen vermag, so soll er an einem anderen Orte näher erörtert werden. Hier muss noch hervorgehoben werden, dass die vier ersten Rindentypen nahezu interstitienlose Oberhäute bilden, ein Umstand, der für die Rolle der Rinde als Schutzmittel gegen die allzustarke Verdunstung von grösster Bedeutung ist und der auch von Schwendener in seinen Untersuchungen über den Flechtenthallus wiederholt betont wird.

Die Dicke der ganzen Rindenschichte scheint in einer directen Beziehung zu der Gefahr zu stehen, in welcher die Flechte an einem bestimmten Orte durch Austrocknung gelangen kann. Je grösser diese Gefahr ist, desto mehr verdickt sich unter sonst gleichen Umständen die Rindenschichte, selbstverständlich innerhalb der durch den Speciescharakter gezogenen Grenzen. Von der Richtigkeit dieses Satzes habe ich mich wiederholt durch vergleichende Messungen der Rindenschichten von besonnten und beschatteten Formen ein und derselben Species überzeugt. Auch zeigen die an der Südseite an nackten Felsen wachsenden Flechten und jene heisser, regenarmer Gegenden und Wüsten den gemeinsamen Charakter der ausserordentlich verdickten Aussenrinde. Ich erinnere hier nur an *Parmelia Hottentotta, Leconora esculenta* und an unsere *Psoroma-*, *Placodium-* und *Thalloedema*-Arten. Durch die mächtig entwickelte Rinde können sogar die Vertreter ganzer Floren einen gemeinsamen Habitus gewinnen, wie dies z. B. bei den Flechten der Capflora oder bei jenen Chiles und Australiens der Fall ist.

In manchen Fällen bedeckt sich die Rinde der Flechten mit einer Art von gemeinsamen Cuticula in einer so auffallenden Weise, dass dieselbe sogar in rein systematischen Werken[1] ausführlich erwähnt wird. Diese Cuticula stammt, wie Schwendener[2] zuerst gezeigt hat, von dem abgestorbenen Theil der obersten Rinde. Bei den meisten Krustenflechten und auch bei vielen höheren Flechten stirbt nämlich die ältere Rinde allmälig von oben nach unten ab, wird aber von den unteren, lebenskräftigen Thallusschichten in demselben Maasse immer wieder neu construirt, als sie von oben her abstirbt. Die abgestorbene Rindenschichte aber fällt einem eigenthümlichen Degenerationsprocess anheim, welcher dieselbe in eine durchscheinende, homogene Masse verwandelt. Letztere wird entweder schollenweise abgestossen — der häufigste Fall — oder sie bleibt erhalten und

---

[1] Siehe Th. Fries, Lichenographia Scandinavica, p. 212, in der Diagnose von *Acarospora glaucocarpa*.

[2] Schwendener, Untersuchungen über den Flechtenthallus 2. Theil, S. 6, das Absterben der oberen Rinde und der Gonidien.

überzieht als ein ziemlich dickes, homogenes Häutchen die ganze Rinde. Dieses Häutchen hat eine auffallende Ähnlichkeit mit der Cuticula der höheren Gewächse und verstärkt augenscheinlich die Schutzmittel der Flechte gegen allzugrosse Austrocknung. Besonders schön entwickelt ist diese Pseudocuticula bei mehreren Arten der Gattungen *Umbilicaria* und *Acarospora*. Die Pseudocuticula und die Rinde zeigen deutliche Reste von abgestorbenen Gonidien, die aber hier viel weiter auseinanderliegen, als in der Gonidienschichte. Diese Gonidienreste beweisen, dass die Rinde fortwährend von oben nach unten abstirbt, sie legen aber auch Zeugniss ab von einem intensiven intercalaren Wachsthum, durch welches die ursprünglich hart nebeneinandergelagerten Gonidien ziemlich weit auseinandergerückt werden. Das fortwährende Absterben der Rinde von aussen nach innen zu bedingt auch eine fortwährende Regeneration der Gonidienschichte, beziehungsweise der Markschichte in derselben Richtung. Nur bei den Cladonien wandert nach Krabbe[1] die Gonidienschichte nicht allmälig nach unten, sondern sie bleibt an Ort und Stelle. Die Rinde der Thallusschuppen (nicht der Podetien) der Cladonien regenerirt sich nämlich auf eine eigenthümliche Weise. Sie stirbt zwar auch, wie bei den übrigen Flechten, in basipetaler Richtung ab, aber es wird nicht die oberste Schichte der Gonidienzone zu einer neuen Rinde umgewandelt, sondern es spriessen zwischen den Gonidien neue Hyphenzweige in die Höhe, die sich zwischen den todten oder absterbenden Elemente der oberen Rinde drängen und diese allmälig ersetzen. Die abgestorbenen Rindenelemente scheinen resorbirt zu werden.

Auch die Rinde der Podetien zeigt manche Eigenthümlichkeiten. Sie kann natürlich nur bei jenen Cladonien gebildet werden, wo ein continuirlicher Thallusmantel auftritt. Im entgegengesetzten Falle überzieht sie nur einzelne Thallusschuppen oder Körnchen, die sich auf dem Podetium entwickeln. Aber selbst dort, wo sie das ganze Podetium wie eine gemeinsame Haut bedeckt, wird sie nicht auf einmal angelegt, sondern sie

---

[1] Krabbe, Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Flechtengattung *Cladonia*. Leipzig, 1891.

entsteht gleichzeitig an sehr verschiedenen, oft weit auseinanderliegenden Punkten auf den einzelhen Thalluskörnern. Früher oder später fliessen dann allerdings die einzelnen Rindenanlagen zu einem continuirlichen Ganzen zusammen. Die gemeinsame Rinde der Cladonienpodetien gleicht daher einem Kleide, das aus lauter Flicken und Flecken zusammengesetzt wurde. Interessant gestaltet sich auch die Entwicklung der Rinde bei den niedrigen Krustenflechten, bei welchen der ganze Thallus seinen mycelartigen Habitus beibehält. Dort tritt zunächst über und neben den eingestreuten Gonidiennestern eine lebhafte Vermehrung der Hyphen ein; später werden dann die Gonidiennester von einem Hyphenfilz überwuchert, der entweder seinen myceliaren Charakter beibehält oder den eines Pseudoparenchyms annimmt. Dabei gedeihen beide Componenten, nämlich Alge und Pilz, vortrefflich. Denn die die Gonidienhäufchen bildenden Algen werden immer grösser und üppiger und zeigen bald lebhafte Theilung, während die sie bedeckenden Hyphen bedeutend anschwellen, torulös werden, ihre Membrane verdicken und in letztere nicht selten Farbstoffe und Säuren ausscheiden. Die oft nur auf gewisse Stellen beschränkte Rindenbildung bei den niederen Krustenflechten gibt uns ein Bild von der allmäligen Entstehung der Rinde der Flechten überhaupt.

Nicht als ob ich die Nähralgen für die Entstehung derselben verantwortlich machen möchte. Das wäre falsch, denn eine Art von Rinde bildet sich immer dort, wo organische Materie in den unmittelbaren Contact mit der Aussenwelt tritt. Auch gibt es bei den Pilzen zahlreiche stromatische Bildungen, wie z. B. die Rhizomorphen, die natürlich keine Nähralgen besitzen, aber sich doch einer wohlentwickelten Rinde erfreuen. Man kann aber mit Sicherheit behaupten, dass die Mycelien der meisten jetzt einen Flechtenthallus bildenden Ascomyceten ohne die zufällig in sie hineingerathenen Algen niemals ein Stroma gebildet hätten. Der erste Schritt zur Entstehung des Flechtenthallus bestand also darin, dass auf irgend eine Weise Algen in ein Ascomycetenmycel hineingelangten und dann von den Hyphen überwuchert und bedeckt wurden. Durch diese Hyphendecke wurde aber den bezüglichen aerophilen Algen

ein sehr wesentlicher Dienst geleistet, denn sie sind durch dieselbe vor dem directen Sonnenlichte und vor Austrocknung wenigstens bis zu einem gewissen Grade beschützt worden. Erst später entwickelte sich aus diesem oberflächlichen Verhältnisse ein intimerer Verkehr, indem die sehr hygroskopischen Pilzhyphen häufig Gelegenheit fanden, die unter ihnen liegenden Algen mit Wasser und den in diesem aufgelösten Nährstoffen zu versorgen und dafür nach den Gesetzen der Osmose andere Stoffe — in diesem Falle Kohlenhydrate(?) — in Tausch erhielten. Man kann also mit einem gewissen Grade von Berechtigung sagen: Die Entwicklung der Hyphendecke über den eingestreuten Algenhäufchen, sagen wir der Rindenbildung, war der erste und wichtigste Schritt zur Thallusbildung. Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung entstanden dann zwischen beiden Componenten des Thallus immer innigere Anpassungen, die in einen immer complicirteren Bau der Thallusschichten, insbesondere der Rinde, ihren morphologischen Ausdruck fanden. Die einfache myceliare Hyphendecke über den Algenhäufchen ging bald in eine Art von Pseudoparenchym über. Letzteres wurde oft mächtig verdickt und in verschiedene Schichten differenzirt. Die Verdickung der Rinde, so sehr sie auch den Bedürfnissen der Nähralgen entgegenkommen mag, fand jedoch ihre natürlichen Grenzen in dem Umstande, dass die Rinde nicht nur als Schutzmittel wider den Wasserverlust, sondern auch als Leitungsorgan für das Licht und das Wasser functioniren muss. Die oberste Rindenschicht dient ausserdem zur Aufstapelung von Farbstoffen, Flechtensäuren und Salzen. Letztere mögen wohl mit zur Herabsetzung der Verdunstung des Flechtenthallus beitragen. Wenigstens werden die massenhaften Incrustationen von Kiesel-, Kalk-, Natrium- und Kaliumsalzen, welche die Pflanzen der Steppen und Wüsten oft dicht überziehen, von den Biologen[1] gegenwärtig in diesem Sinne gedeutet.

Wenn das Bedürfniss nach Verdickung der Rinde sehr gross ist, aber mit Rücksicht auf andere physiologische An-

---

[1] Siehe Kerner, Pflanzenleben, I. Theil, Schutz gegen die Gefahren übermässiger Transspiration. S. 209.

forderungen nicht ganz befriedigt werden kann, so werden wenigstens einzelne Hautstellen verdickt, während die anderen, zwischen ihnen gelegenen, relativ dünn bleiben. Die verdickten Rindenpartien können dann entweder nach aussen hügelartig vorspringen, wie dies z. B. häufig bei den Gattungen *Usnea, Gyrophora* und *Umbilicaria* beobachtet wird, oder sie können sich nach innen vorwölben und dann nicht selten die Gonidien theilweise verdrängen. Letzteres kommt bei manchen Parmelien, insbesondere bei *P. Hottentotta* und *Physcia stellaris* vor. Die verdünnten Hautstellen werden dagegen nicht selten zum Durchbruch der Soradien benützt. Diese Eigenthümlichkeiten, sowie die mannigfachen Anhangsorgane der Rinde sollen jedoch an einem anderen Orte zur näheren Besprechung gelangen.

2. Die Schutzmittel der Flechten wider die Angriffe der Thiere.

Die Hyphen vieler Pilze scheiden Fettstoffe, Säuren und Salze ab, welche häufig gefärbt sind und gewöhnlich in der Form fester Körnchen oder Nädelchen an der Aussenseite der Membranen niedergeschlagen werden und diese zuweilen ganz incrustiren. In anderen Fällen tingiren diese Farbstoffe oft nur den Zellinhalt, oder sie durchdringen auch noch gleichzeitig die Zellhaut, ohne auf der Aussenseite derselben niedergeschlagen zu werden. Ich erinnere nur an die oft prachtvoll roth-, gelb- und grüngefärbten Pezizen, und an unsere buntgefärbten Hutpilze. Die meisten dieser Farbstoffe und Säuren[1] zeichnen sich durch einen bitteren, brennenden oder widerlich adstringirenden Geschmack aus.

Dieselbe Befähigung zur Ausscheidung von Fettfarbstoffen, Säuren und Salzen finden wir auch bei den Flechten, nur ist dieselbe bei letzteren ausserordentlich gesteigert. Insbesondere sind es die Säuren, die bei den Flechten oft in einer exorbitanten Weise zur Entwicklung gelangen. Dieselben haben auch schon frühzeitig die Aufmerksamkeit der Chemiker und

---

[1] Näheres hierüber in Zopf's »Pilze«, 4. Abschnitt, Physiologie, S. 127, Breslau 1890.

Botaniker erregt und viele derselben sind analysirt oder wenigstens genau untersucht worden.[1] Eine nähere Untersuchung hat sogar ergeben, dass viele Flechten gleichzeitig mehrere Säuren, Salze und Fettfarbstoffe auszuscheiden vermögen. So hat man nach Zopf[2] z. B. bei der *Cladonia rangiferina* Evernsäure, Atranorsäure und Usninsäure, bei *Cetraria islandica* Centrarsäure und Lichesterinsäure, bei *Xanthoria parietina* Chrysophansäure und Vulpinsäure etc.

Was den Ort anbelangt, wo die Säuren, Farbstoffe und Salze zur Ausscheidung gelangen, so ist in der Mehrzahl der Fälle, insbesondere bei den Strauchflechten, wohl die Rinde die Hauptablagerungsstätte.

Bei den Flechten mit dorsiventralem Bau, z. B. bei *Parmelia*, *Physcia*, *Peltigera* u. s. w., ist die obere Seite gewöhnlich reicher an den genannten Stoffen, als die untere. Wenn aber die Markschichte des Thallus sehr dick ist, oder wenn der Thallus breite, freie Rinden zeigt, die nicht dem Substrate anliegen, sondern leicht aufgerollt werden können, dann können die incrustirenden Substanzen auch im Marke und auf der

---

[1] Die wichtigsten Arbeiten über die Flechtensäuren und überhaupt über die Flechtenfarbstoffe sind:

F. Schwarz, Chemisch-botanische Studien über die in den Flechten vorkommenden Säuren. In Cohn's Beiträgen zur Biologie, III., 1880.

Haumann und Hilger, Die Pflanzenstoffe, I., S. 304—312.

Bachmann, Mikrochemische Reactionen der Flechtenstoffe, Zeitschrift für wissensch. Mikroskopie, III., 1886.

Dieselbe, Flora, 70. Bd., N. 19.

Dieselbe, Über Emodin, Bericht d. deutsch. bot. Gesellsch., 5. Bd., 1887.

Hesse, Über Ceratophyllin. Annalen der Chemie und Pharmacie, Bd. 119, S. 365.

Zopf, »Die Pilze«, S. 131. Hier findet sich eine sorgfältige Zusammenstellung der ganzen einschlägigen Literatur.

Derselbe, Die Weissfärbung von *Thamnolia vermicularis*. Hedwigia 1893.

Derselbe, Über die Färbungsursachen einiger Flechten mit gelbem Colorit, Beiträge zur Phys. und Morph. niederer Organismen. Halle 1894.

Kobert, Die Giftstoffe der Flechten. Sitzungsb. der nat. Gesell. zu Dorpat, X. Bd., S. 157.

Giessler, Die Localisation der Oxalsäuren in den Pflanzen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften, Bd. 27. Neue Folge, Bd. 20, 1893.

[2] Zopf, »Pilze«, S. 137. Breslau 1890.

Unterseite in einer erstaunlichen Menge angehäuft werden. Ich verweise nur auf *Haematomma ventosum*, auf viele tropische *Sticta*- und *Ricasolia*-Arten, insbesondere auf *Cladonia*.

Besonders häufig treffen wir die Farbstoffe und Säuren an den fortwachsenden Spitzen und Rändern der Flechten, an den Aufbruchstellen der Soredien und an diesen letzteren selbst. Auch die Hyphen des Hypothallus und der hypothallinischen Anhangsorgane sind häufig durch dieselben Stoffe gefärbt, mitunter sogar die Sporen. Manche Flechten werden statt durch Säuren durch Kalkoxalat incrustirt. Letzteres erfüllt dann in dichtgedrängten Körnchen oder deutlichen Krystallen nicht nur die Rinde, sondern auch den ganzen Thallus, insbesondere das Mark. Hieher gehören z. B. *Psoroma lentigerum, Ochrolechia tartarea, Urceolaria scruposa, Thalloidima candidum, Chlorangium Jussufii* etc.

In anderen Fällen wird in der Rinde eine Art von Eisenoxydoxydul-Verbindung abgelagert, wobei es nach Molisch[1] zweifelhaft bleibt, ob dieselbe organischer oder anorganischer Natur ist. Solche Eisenablagerungen kommen in den rostrothen Varietäten (formae oxydatae) vieler Krustenflechten. insbesondere bei den Gattungen *Lecidea*, *Aspicilia*, *Acarospora*, *Rhizocarpon* und *Urceolaria* vor. Ebenfalls in einem hohen Grade zweifelhaft ist es, ob die Flechten ebenso wie gewisse Algen und Moose in Stande sind, den kohlensauren Kalk abzuscheiden und sich damit zu incrustiren.[2]

---

[1] Molisch, Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Jena, 1892.

[2] Die Fähigkeit der Flechten, Kalk abzuscheiden, wird von Bachmann auf Grund seiner sehr umfassenden Untersuchungen geleugnet. Siehe Bachmann, die Beziehungen der Kalkflechten zu ihrem Substrat. Berichte der deutsch. bot. Gesell., 8. Bd., S. 141.

Bachmann, Der Thallus der Kalkflechten. Wissensch. Beilage zu dem Programme der Realschule zu Plauen i. V. Ostern 1892.

Ich habe jedoch einzeln abgesprengte Thallustheile von *Aspicilia calcarea, Lecidea rupestris* und *Urceolaria contorta*, welche sämmtliche auf einem kalkhältigen Sandsteine gewachsen waren, mit verdünnter Salzsäure behandelt und dabei ein lebhaftes Aufbrausen der Thallusfragmente und eine vollständige Entkalkung derselben bemerkt. Gleichzeitig wurde festgestellt, dass es sich in den genannten Fällen nicht um Kalkoxalat, sondern wirklich um kohlensauren Kalk gehandelt hat. Ein näherer Bericht über diese Untersuchung soll jedoch an einem anderen Orte gegeben werden.

Wir müssen jetzt die Frage aufwerfen, welchen Zweck die incrustirenden Substanzen, insbesondere die Flechtensäuren erfüllen? Man könnte sie einfach als Auswurfsstoffe, als Abfallsproducte des Stoffwechsels auffassen, welche von dem Protoplasma nach aussen abgeschieden werden, weil sie im lebenden Zellleibe überflüssig oder gar schädlich geworden sind. So mag es sich auch ursprünglich thatsächlich verhalten. Wenigstens deutet der Umstand darauf hin, dass viele Krustenflechten nur dann Eisenverbindungen in ihre Rinde abscheiden und formae oxydatae werden, wenn ihnen eisenhältiges Wasser zugeführt wird. Doch ist es mit dieser Annahme noch lange nicht alles erklärt. Man kann dann weiter fragen, warum die Flechtensäuren und das Kalkoxalat oft in erstaunlicher Menge und an gewissen Theilen, z. B. an der oberen Rinde, an den fortwachsenden Rändern und Thallusspitzen, an den Apothecien und Soredien angehäuft werden, während sie an den älteren Thallustheilen nicht selten ganz verschwinden? Bevor wir es versuchen, auf diese Fragen eine Antwort zu ertheilen, wird es gut sein, wenn wir uns einige, die gesammten Flechten betreffende Thatsachen recht lebhaft in das Gedächtniss zurückrufen. Diese Thatsachen sind: 1. Die Flechten gehören, wie die Pilze, zu jenen Pflanzen, welche einen sehr hohen Nährwerth besitzen, also an sich sehr begehrenswerthe Objecte für die pflanzenfressende Thierwelt abgeben. 2. Die Flechten gehören zu den verbreitertsten und langlebigsten Gewächsen. 3. Die Flechten haben verhältnissmässig sehr wenig unter den Angriffen der Thiere zu leiden. — Wenn man die beiden ersten Sätze mit dem dritten vergleicht, so wird man vom Standpunkte der heutigen Biologie unwillkürlich zu dem Schlusse gedrängt: Die langlebigen und nahrhaften Flechten müssen durch irgendwelche Mittel vor dem Thierfrasse beschützt werden.

Indem wir diesen Schutzmitteln nachspüren, sind wir gezwungen, uns etwas näher nach den Angreifern umzusehen, also nach jenen Thieren, welche sich thatsächlich hie und da an den Flechten vergreifen. Ausser dem Rennthiere, dem Moosthiere und dem Moschusochsen sind nur noch einige Räupchen und Schnecken als Flechtenfresser bekannt. In der Noth, d. h.

zur Zeit grossen Nahrungsmangels, verzehren jedoch auch Hirsch und Reh, ja sogar Schaf und Ziege grössere Flechten, namentlich die *Cladonia rangiferina* und *Cetraria islandica* nebst verwandten Formen. Umgekehrt können auch Rennthier und Moschusochse leicht an das gewöhnliche Futter unserer Hausthiere gewöhnt werden und ziehen dann letzteres sogar den Flechten entschieden vor. Was folgt nun aus dem Verhalten der genannten Thiere gegenüber dem Flechtenfutter? Wohl nur die Thatsache, dass das Wild und unsere Hausthiere die Flechten trotz ihres Nährwerthes nur gezwungen fressen und wir können uns auch vorstellen, dass das Rennthier sich nur unter dem Drucke der äussersten Noth nach und nach an das Flechtenfutter gewöhnt hat. Woher aber die Abneigung der genannten Thiere gegen die nahrhaften Flechten? Die Antwort ist sehr einfach, sie schmecken schlecht. Von dieser letzteren Thatsache kann man sich direct überzeugen, wenn man ein Büschel Rennthierflechte oder isländischen Mooses ordentlich durchkaut. Man verspürt während des Kauens einen unangenehmen, bitteren Geschmack und hat auch nachher noch eigenthümlich stechende, kratzende und adstringirende Empfindungen. Wenn man aber die genannten Flechten durch längere Zeit kocht, oder noch besser, dem kochenden Wasser etwas Soda zufügt, so verlieren sie den unangenehmen Geschmack und können dann anstandslos gegessen [1] werden.

---

[1] Sie schmecken allerdings auch dann noch fade, aber ich verspürte keine unangenehmen Nachempfindungen. Übrigens werden einige Flechten thatsächlich von den Menschen gegessen. Ich verweise nur auf die Mannaflechte, welche möglicher Weise von den Juden mit einem Zusatz von der Soda der Wüste gekocht wurde und auf die in neuester Zeit bekannt gewordene *Gyrophora esculenta* Miy. (Dr. Manabu Miyoshi, Die essbare Flechte Japans. Scut. Centralblatt 1893, Nr. 45). Nach demselben Autor werden in einigen Districten Japans auch noch einige andere Flechten gegessen, wie z. B. die *Alectoria sulcata* Nyl.

Was die obenerwähnte *Gyrophora esculenta* Miy., betrifft, so ist mir bei der näheren Untersuchung derselben aufgefallen, dass sich bei dieser Flechte die Rindenschichte sammt der Gonidienschichte als zusammenhängendes Ganzes äusserst leicht von der dicken und festen Markschichte abtrennt. Ja im Wiener k. Hofmuseum werden in einer Schale Exemplare dieser Flechte aufbewahrt, von denen kein einziges mehr eine Gonidien- oder Rindenschichte besitzt. Die

Besonders interessant verhalten sich unter den Flechtenfressern die Räupchen aus der Gruppe der Sackträger und anderen Familien. Die meisten derselben sind nächtliche oder wenigstens lichtscheue Thiere und halten sich während des Tages gewöhnlich unter dem Thallus grösserer Laubflechten, insbesondere von *Parmelia*, *Physica*, *Xanthoria* etc., verborgen. Von den genannten Flechten fressen sie aber nach Rogenhofer[1] nur die unteren Theile, nämlich die untere

---

leichte Trennbarkeit der Gonidien- und Rindenschichte macht es mir erklärlich, dass die Flechte wegen ihrer Schmackhaftigkeit als ein Leckerbissen der japanischen Küche betrachtet wird. Bei der Reinigung und Zubereitung derselben werden wahrscheinlich die beiden oberen Thallusschichten jedesmal entfernt werden. Da aber nur die letzteren die Träger der chemischen Schutzmittel sind, so wird eigentlich nur ein Pilz genossen, der wohl recht sehr schmackhaft, wenn auch etwas schwer verdaulich sein kann.

Nach einer mündlichen Mittheilung des Herrn Prof. Dr. Steiner in Wien werden in einigen Hochthälern seiner Heimath (Tirol) Flechten dem Viehfutter, insbesondere dem Schweinefutter beigemischt und von den Thieren willig verzehrt. Die betreffenden Bäuerinnen behaupten sogar, dass die Schweine von einem solchen Futter ganz besonders fett werden.

[1] Einige derselben machen auch auf der Oberseite des Flechtenthallus eine Art von Fallthüren, welche sie bei Tage durch einige Fäden zuziehen, bei Nacht aber öffnen, um aus derselben ausschwärmen zu können.

Ich verdanke diese Daten den mündlichen Mittheilungen des Custos am Wiener naturhistorischen Hofmuseum, Herrn Alois Rogenhofer, dem ich an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank abstatte.

Er war es auch, der mich auf ein Werkchen aufmerksam machte, in dem ich einige genauere Daten über flechtenfressende Raupen fand. Es ist dies Otto Wilde's Buch »Die Pflanzen und Raupen Deutschlands«. Berlin 1860.

Da diese Arbeit den Botanikern bisher unbekannt geblieben ist, für den Biologen aber zahlreiche, beachtungswerthe Beobachtungen enthält, so erlaube ich mir hier, auf dasselbe ausdrücklich aufmerksam zu machen.

Auch führe ich hier die hervorragendsten Flechtenvertilger unter den Raupen ausführlich an, weil meines Wissens über diesen Punkt in der ganzen Flechtenliteratur noch jede nähere Angabe fehlt. Nach Wilde sollen vorkommen: Auf *Usnea barbata: Gnophos mucidaria* und *G. pullata, Acidalia calcearia* und *A. confinaria* und *A. submutata.* Auf *Bryopogon jubatum: Fumea sepium, Mniophila cinerea.* Auf *Ramalina fraxinea: Boarmia lichenaria, Mniophila corticaria.* Auf *Hagenia ciliaris: Lithosia griseola.* Auf *Xanthoria parietina: Naclia ancilla, Fumea sepium, Setina mesomella, Lithosia rubricollis, L. quadra, L. aureola, L. luteola, L. griseola, Calligenia rosea, Aventia flexula, Boletobia fuliginaria, Boarmia glabraria, B. lichenaria, Talaeporia pseudobombycella.* Auf *Physcia stellaris* und *Parmelia saxatilis: Bryophila glandifera, B. perla,*

Rinde, das Mark und die Gonidienschichte, niemals aber die mit Flechtensäuren imprägnirte obere Rinde.

Was die Schnecken[1] anbelangt, so trifft man sie mit Vorliebe auf jenen Flechten oder Flechtentheilen, die entweder gar keinen oder nur einen sehr spärlichen Überzug von Flechtensäuren besitzen, so z. B. auf *Bryopogon jubatum*, *Peltigera canina* und *P. aphthosa*, auf den braungefärbten Apothecien mehrerer *Leconora*-Arten, insbesondere von *L. subfusca*.

Ich selbst habe wiederholt mit den häufigsten Schneckenarten experimentirt und dieselben mit Flechten, unter Ausschluss jeder anderen Nahrung, gefüttert. In den meisten Fällen rührten sie jedoch die Flechten gar nicht an oder sie zerstückelte dieselben, ohne sie zu fressen. Schliesslich gingen die Versuchsthiere zu Grunde oder sie klebten sich mit der Mündung ihrer Schale an das Versuchsgefäss an und verfielen in einen Scheintod. Was ist nun die Ursache, dass die meisten Thiere die Flechten entweder ganz verschmähen oder sie nur

---

B. algae, B. ereptricuta. Auf *Sticta pulmonaria; Naclia ancilla, Lithosia rubricottis, Boarmia viduaria.* Auf *Peltigera* und *Lecanora: Nudaria mundana, Bryophita troglodyta, Lithosia luteota.* Auf *Lecanora porella: Nudaria mundana, Bryophila ereptricula, B. receptricuta, B. raptricuta.* Auf *Cladonia rangiferina: Lithosia arideota.*

[1] Nach Dr. Sturany's mündlichen Mittheilungen kommen in der ganzen conchologischen Literatur nur sehr zerstreute und magere Notizen über flechtenfressende Schnecken vor. Auf die Flechtenarten selbst, die von den Schnecken verzehrt werden sollen, gehen die Autoren gar nicht ein. Auch ist aus den spärlichen Daten nicht zu ersehen, ob es unter den flechtenfressenden Schnecken Specialisten gibt, die einer bestimmten Flechtenspecies angepasst sind. In dem allbekannten Werke unseres verstorbenen Kronprinzen Rudolf, Die österreich-ungarische Monarchie in Wort und Bild, finde ich im Übersichtsbande, S. 278, folgende merkwürdige Stelle, welche ich mir hier wörtlich anzuführen erlaube: »Von besonderer faunistischer Bedeutung für Siebenbürgen sind die daselbst ausschliesslich auf Felsen der Jurakalke lebenden Baleoclausilien, oder wie sie jetzt genannt werden Alopien. Über 16 Arten, darunter *Alopia pomatiae, A. Haueri* und *A. Bielzi,* umfasst diese merkwürdige Gattung, deren Mitglieder selbst im grössten Sonnenbrande mit der Gehäusemündung an dem Felsen angeklebt bleiben, sich von kleinen Flechten ernährend.«

Wie man sieht, ist hier noch ein weites Feld zu beackern, und eine biologische Arbeit über die Flechten und die Schnecken würde gewiss eine Fülle der interessantesten Thatsachen zutage fördern.

gezwungen in der äussersten Hungersnoth verzehren, während die stammverwandten Pilze bekanntlich von dem Thierfrasse nur schwer zu schützen sind? Ohne Zweifel liegt die Ursache dieser Erscheinung in den Flechtensäuren und Bitterstoffen, in dem Kalkoxalat und sonstigen Excreten, mit denen die Flechten mehr oder minder dicht überzogen sind. Von der Richtigkeit dieses Satzes kann man sich durch Fütterungsversuche direct überzeugen. Wenn man nämlich die Flechtensäuren und Bitterstoffe, den oxalsauren Kalk und die Farbstoffe durch Behandlung mit heissem Alkohol und Benzol, verdünnter Salzsäure oder schwacher Kalilauge sorgfältig entfernt, dann nehmen die meisten Versuchsthiere die derartig präparirten Flechten anstandslos als Nahrung an, allerdings nur im Zustande des Hungers.[1] Wenn wir uns aber Rechenschaft darüber geben wollen, wie die genannten Stoffe wirken, so finden wir, dass diese Wirkungen sehr verschiedener Natur sein können. In den meisten Fällen wird die Wirkung der Säuren etc. darin bestehen, dass sie der bezüglichen Flechte einen unangenehmen oder widerlichen Geschmack verleihen, in anderen Fällen kann man aber auch annehmen, dass die Kalkoxalat- und Farbstoffkrystalle in einer ähnlichen Weise wirken, wie die Raphiden

---

[1] Ich habe hauptsächlich mit der *Cetraria islandica* experimentirt, weil man sich diese Flechte, das bekannte »Isländische Moos«, bei jedem Droguisten leicht verschaffen kann. Nach etwa $1/2$stündigem Kochen der Flechte in einem Wasser, dem etwas Soda zugesetzt worden war, und nachfolgendem Trocknen wurde sie von weissen Mäusen im Zustande des Hungers anstandslos gefressen, dagegen von *Helix pomatia* und *Helix nemoralis* noch immer verschmäht. Erst nach wiederholter Behandlung der gekochten *Cetraria* mit heissem Alkohol und verdünnter Kalilauge und abermaligem Auswaschen und Trocknen wurde sie von der hungerigen *Helix nemoralis* und *Limax maximus* angenommen, von der *Helix pomatia* aber hartnäckig zurückgewiesen.

Während des Experimentirens mit der *Cetraria islandica* kam mir der Gedanke, ob sich die in den nördlichen Ländern der Erde in unermesslicher Menge wachsenden Flechten nicht auch national-ökonomisch verwerthen liessen? Sie brauchten nur in Fabriken ihrer mannigfachen Schutzmittel beraubt werden, um ein Nahrungsmittel von nicht zu unterschätzendem Nährwerthe abzugeben. Meiner Ansicht nach müssten die Flechten besonders in den Zeiten der Hungersnoth, die sich leider in Russland, Sibirien, Norwegen, Grönland etc. immer noch periodisch wiederholen, ein billiges Surrogat des Mehles unserer Getreidearten liefern.

bei den höheren Pflanzen, also mechanisch; endlich ist es auch nicht ausgeschlossen, dass sich die genannten Stoffe gegen manche kleinere Thiere geradezu wie Gifte[1] verhalten. Aus dem Gesagten erhellt, dass die Säuren und das Kalkoxalat, die Bitter- und Farbstoffe bei den Flechten eine ähnliche Rolle spielen, wie nach Stahl[2] die Bitterstoffe und ätherischen Öle, die Gerbsäuren und Raphiden bei den höheren Gewächsen, dass sie also als Schutzmittel wider den Thierfrass aufgefasst werden müssen.

Von diesem Gesichtspunkte aus werden uns auf einmal viele Dinge und Structureigenthümlichkeiten klar, die früher in ein mystisches Dunkel gehüllt waren. Wir begreifen nun, warum die Flechtensäuren gerade an der Peripherie des Thallus angehäuft werden, und insbesondere auf der oberen Rinde, denn diese Thallustheile sind offenbar von den Thieren zuerst bedroht. Wir begreifen ferner, warum gerade die fortwachsenden Spitzen und Ränder der Soredien und Apothecien durch die Säuren ganz besonders beschützt werden. Diese Theile bedürfen nämlich eines besonderen Schutzes, weil sie noch sehr zart sind und des gewöhnlichen Schutzes der Rinde entweder ganz oder theilweise entbehren, oder weil sie für die Pflanze eine grosse Wichtigkeit besitzen. Ältere Thallustheile haben dagegen für viele Flechten nur einen geringen Werth, und an diesen Theilen verschwinden häufig auch die besonderen Schutzmittel, nämlich die Farbstoffe, die Säuren etc. Wir verstehen jetzt auch, warum einzelne Hyphen und Zellen, welche für die Regeneration der Flechten wichtig sind, wie z. B. die Hyphen des Hypothallus, die Soredien und gewisse Sporen von den Flechten doppelt und dreifach geschützt werden, nämlich durch Verdickung und Cuticularisirung der Häute und durch Farbstoffe und Säuren. Flechten, die an sehr sterilen Orten, wie z. B. auf hochalpinen Felsen oder gar am Wüstensaume wachsen, wo der Kampf ums Dasein zwischen den pflanzenfressenden Thieren am heftigsten entbrennt, sind

---

[1] Siehe über diesen Punkt Kobert, Die Giftstoffe der Flechten. Sitzungsbericht der nat. Gesellsch. zu Dorpat, X. Bd., S 157.

[2] Stahl, Pflanzen und Schnecken, S. 77—84. Jena 1888.

gewöhnlich nicht nur an ihrer Oberfläche geschützt, sondern es strotzt gewöhnlich auch ihr ganzes Innere von den incrustirenden Substanzen. Insbesondere gilt dies für die grösseren Formen, welche leicht auffallen und wegen ihres Nahrungsgehaltes als besonders begehrenswerthe Objecte erscheinen könnten. Ich verweise nur auf die alpinen Cladonien und Cetrarien, ferner auf *Thamnolia vermicularis*,[1] *Solorina crocca*, auf *Haematomma ventosum*, *Psoroma crassum* und *P. Lagascae*, *Chlorangium Jussufii*, *Cladonia miniata* var. *sanguinea* und endlich auf die zahlreichen Sticten.

Bei den zuletzt genannten Flechten ist der Umstand interessant, dass jene Stellen der Unterseite, wo die Rinde unterbrochen ist (Cyphellen), die also kleineren Thieren gewissermassen einen offenen Eingang in das Innere der Flechte gewähren, durch Flechtensäuren und ähnliche Stoffe in einer sehr ausgiebigen Weise geschützt werden. Dies ist z. B. in einer sehr auffallenden Weise bei *Sticta aurata*, *St. flavissima*, *St. nitida*, *St. albo-cyphellata* und *St. oxygmaea* der Fall.

Bei der genaueren Untersuchung der Flechten vom Standpunkte des Schutzes gegen den Thierfrass stösst man aber doch auf eine grosse Anzahl von Formen, die entweder gar nicht, oder nur in einem sehr geringen Ausmasse chemisch geschützt erscheinen. Diese Flechten entbehren aber der Schutzmittel mit nichten, denn sie sind entweder mechanisch geschützt oder sie geniessen des Schutzes der Lage.

Auf mechanische Schutzmittel treffen wir schon bei den Pilzen; ich verweise nur auf die steinharten Gehäuse mancher Pyrenomyceten oder auf ausdauernden Arten von *Polyporus* und *Daedalea*. Wie aus den angezogenen Beispielen hervorgeht, bestehen die mechanischen Schutzmittel hauptsächlich in einer Verdickung und Cuticularisirung der Zellhäute.[2] Etwas

---

[1] In dieser Flechte hat Zopf in jüngster Zeit eine neue Flechtensäure gefunden. Siehe Zopf, Die Weissfärbung von *Thamnolia vermicularis*. Hedwigia 1893.

[2] Nach den unter der Leitung Wiesner's im physiologischen Laboratorium in Wien von Richter durchgeführten Untersuchungen unterscheidet sich die Pilzcellulose nur deshalb so bedeutend von der Cellulose der übrigen Pflanzen, weil in den Wänden der Pilzzellen gewöhnlich grosse Mengen von sogenannten

Ähnliches finden wir auch bei den Flechten. Hier werden namentlich die Membranen der oberen Rindenzellen oft in einer exorbitanten Weise verdickt. Dabei können die äussersten Schichten dieser Häute (im durchfeuchteten Zustande) entweder eine gallertig schlüpferige Beschaffenheit zeigen oder sie können cuticularisirt sein. In beiden Fällen stellen sie im trockenen oder wasserarmen Zustande einen beinharten Körper vor, der selbst dem Eindringen des Rasirmessers einen bedeutenden Widerstand entgegensetzt. Solche Häute kommen z. B. bei *Bryopogon* und *Cornicularia*, *Sphaerophorus*, *Gyrophora*, *Leconora*, *Psoroma* etc. vor.

Bei anderen Flechten verwandelt sich die oberste, absterbende Rinde in die bereits an einem anderen Orte ausführlich erwähnte Pseudocuticula. Die Collemen zeigen im durchfeuchteten Zustande durchwegs eine gallertige Beschaffenheit, welche nach Stahl[1] ebenfalls als mechanisches Schutzmittel aufgefasst werden muss. Im trockenen Zustande dagegen zeigen sie eine hornartige Consistenz, welche wohl nur von einem sehr starken Zahn überwältigt werden könnte.

Zu den mechanischen Schutzmitteln rechne ich ausser den verdickten und verkorkten Häuten auch noch sehr mannigfach gestaltete Zähne, Stacheln, spitze Zweigenden, Trichomdickichte u. s. w., welche besonders im trockenen Zustande recht wohl

---

incrustirenden Substanzen abgelagert werden. Siehe Richter, Beiträge zur genaueren Kenntniss der chemischen Beschaffenheit der Zellmembranen bei den Pilzen. Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wissensch. zu Wien, 83. Bd., I. Abth., S. 494—510, 1881. In neuester Zeit haben sich Gilson und Winterstein mit demselben Thema beschäftigt und die thatsächlichen Befunde Richter's bestätigt. Doch kommt Gilson (La cristallisation de la cellulose et la composition chimique de la membrane cellulair vegétale. Extrait de la revue »La Cellule«, t. IX) zu dem Schlusse, dass die Membranen der Pilze wahrscheinlich keine Cellulose enthalten, und wenn ja, dass die letztere von der gewöhnlichen Cellulose weit abweiche. Winterstein (Zur Kenntniss der Pilzcellulose, Berichte der deutschen bot. Gesellsch. 1893, S. 441) dagegen meint, dass die Pilzhäute circa 10% gewöhnliche Cellulose enthalten, die übrige Masse der Membranen dagegen wegen ihres Stickstoffgehaltes von der echten Cellulose weit abweiche und höchstwahrscheinlich zu einem dem Chitin verwandten Glycaproteïde gehöre.

[1] Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jena 1888.

im Stande sind, kleinere, weichere Thiere, wie z. B. Schnecken, von dem Thallus der Flechten abzuwehren. Bei den Pannarien z. B. sind zuweilen die starren Zweigspitzen des kräftig entwickelten Hypothallus in radialer Richtung so nach aussen gestellt, dass sie den Thallus nach allen Seiten wie einen Wald aus spitzen Pfählen umgeben und trefflich dazu geeignet erscheinen, kleinere, herankriechende Thiere von dem Thallus abzuhalten. Eine ähnliche Wirkung werden die spitzen Trichome oder besser Thallusprolificationen ausüben, welche wir am Rande des Thallus oder auf demselben bei vielen *Gyrophora-*, *Parmelia-* und *Physcia-*Arten finden.

Mitunter endigt der Thallus selbst in scharfe oder spitzige Äste, oder er ist an seinem Rande mit kurzen hornigen Zähnen besetzt. Das erstere treffen wir z. B. bei *Leptogium lacerum*, aber auch bei vielen Cladonien, Physcien etc., das letztere häufig bei *Cetraria* und am thallodischen Rande der Apothecien (crenulirte Apothecien).

Zu den Schutzmitteln wider den Thierfrass rechne ich auch, und nicht zuletzt, jene Vortheile, welche dem ganzen Thallus oder einem bestimmten Theil desselben durch seine Lage zur nächsten Umgebung erwachsen. Bei den Pilzen finden wir den Schutz der Lage reichlich ausgebeutet. So verstecken z. B. die meisten Hutpilze ihr zartes Mycel entweder unter die Oberfläche des Humus oder unter die Borke morscher Bäume und entwickeln nur ihre »Fruchtkörper« an freier Luft. An letzteren lassen sich dann entweder Schutzmittel nachweisen oder ihre Entwicklung geht so rasch vor sich, dass sie bereits unzählige Sporen ausstreuen, ehe es ihren zahlreichen Feinden (Käferlarven, Käfern, Schnecken etc.) gelungen ist, sie ernstlich zu schädigen. Denselben Schutz der Lage treffen wir nun auch bei den Flechten. So verstecken z. B. die hypophloeodischen Species den grössten Theil ihres Thallus unter der Rinde der Bäume und treten nur mit ihren »Fruchtkörpern« an die Oberfläche. Viele Kalkflechten thun nach Bachmann[1] dasselbe,

[1] Bachmann, Die Beziehungen der Kalkflechten zu ihrem Substrat. Bericht der deutschen bot. Gesell. 1892, 1. Heft.

Derselbe, Der Thallus der Kalkflechten. Wischensch. Beilage zu dem Programme der städt. Realschule zu Plauen in V. 1892.

indem sie sich, wahrscheinlich mit Hilfe saurer Excrete, tief in ihre kalkige Unterlage hineinfressen. Besitzen solche Kalk-

---

Bachmann hat auch auf dem sehr mühsamen Wege der Dünnschliffe den Beweis geliefert, dass ein Theil der Kalkflechten sich thatsächlich ganz in den Kalk hineinfrisst, und zwar nicht nur mit dem rhizoidalen Theile, sondern mit dem ganzen Thallus.

Ich selbst habe in den »Flechtenstudien« eine andere Ansicht vertreten, nämlich die, dass die in Rede stehenden Kalkflechten nur mit den Rhizinen, beziehungsweise mit der Markschichte in den Kalkfelsen dringen, dann aber den durch ihre Ausscheidungen gelösten Kalk dazu benützen, um ihren oberen Theil, d. h. die Rinde und Gonidienschichte mit Kalk zu incrustiren. Diese Ansicht muss für die Mehrzahl der in Betracht kommenden Fälle aufgegeben werden, da die Dünnschliffe Bachmann's, welche ich selbst zu sehen Gelegenheit hatte, jeden Zweifel an der Richtigkeit der von ihm vertretenen Auffassung bannen. Selbstverständlich ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass in anderen, von Bachmann nicht untersuchten Fällen, dennoch der kohlensaure Kalk oder ein Gemisch von kohlensaurem und kleesaurem Kalke zur Ausscheidung gelange. Ich bin zu meiner in den »Flechtenstudien« näher erläuterten Ansicht hauptsächlich durch die Untersuchung der kalkbewohnenden Verrucarien, insbesondere den *V. rupestris* und *V. calciseda* gelangt. Wenn man nämlich die Rindenschichte dieser Flechten unter Benützung einer Beleuchtungslinse und einer etwa 150maligen Vergrösserung betrachtet, so sieht man, dass die Hyphen von einer weissen krystallinischen Masse theils incrustirt, theils schollenartig bedeckt werden. Der Beobachter hat dabei den entschiedenen Eindruck, dass diese weisse Masse, welche zuweilen sogar ein zusammenhängendes Häutchen bildet, von den Hyphen der Rindenschichte abgeschieden worden ist. Ich habe nun die fragliche weisse, krystallinische Masse für kohlensauren Kalk gehalten, und hier lag der Irrthum. Eine neuerliche Untersuchung derselben Flechten hat folgendes ergeben: 1. Der grösste Theil des Thallus bis auf die Rinde ist in den Kalkstein versenkt. Im Rhizoidentheil trennt der feste Kalk die einzelnen Hyphen auf weitere Strecken; weiter nach oben zu werden die trennenden Kalkwände jedoch immer dünner und seltener und die Rindenschichte bildet eine fast kalkleere zusammenhängende Haut. Diese Haut imbibirt äusserst lebhafte Anilinfarben, insbesondere Eosin und Gentiana-Violett. Da sich, wie gesagt, nur die Oberhaut der Verrucarien färbt, nicht aber der Kalkstein, auf dem sie sitzen, so kann man durch das blosse Einlegen handgrosser Verrucarien-Exemplare in verdünnte Anilinlösungen und nachfolgender Trocknung, prachtvoll gefärbte Dauerpräparate erhalten, die jahrelang unverändert bleiben. 2. Entkalkt man grössere Stücke von *Verrucaria calciseda* und *V. rupestris* sorgfältig mit verdünnter Salzsäure, so überzeugt man sich bald, dass die Rinde dieser Flechten mit einem weisslichen, krystallinischen Körper incrustirt ist, der durch die Salzsäure nicht gelöst wird, wohl aber durch heisses Glycerin, heisse Kalilauge, durch Benzol etc. Die Constitution dieses Körpers, welcher bisher übersehen wurde, ist noch nicht bekannt, doch dürfte

bewohner aber eine geschlossene, interstitienlose Rinde, so kann die letztere, in Folge ihrer ganzen Wachsthumsgeschichte nicht unter dem Kalke versteckt werden. In diesem Falle wird aber nach meinen Erfahrungen stets der blossliegende, nicht mit Kalk bedeckte Thallus, also die oberste Fläche desselben, chemisch geschützt.

Ein schönes Beispiel für dieses Verhalten bietet *Verrucaria plumbea*, aber auch *V. rupestris* und *V. calciseda.* Wiederum andere Flechten legen sich so dicht und platt an die Unterlage an, dass sie von einem kleinen, pflanzenfressenden Thiere kaum angegriffen werden können. Dies gilt insbesondere für viele Krustenflechten, und zwar sowohl für Stein-, als auch für Holzbewohner. Auch die Hyphen des oft radienartig ausstrahlenden Hypothallus schmiegen sich mitunter so ausserordentlich dicht an das Substrat an, dass keine Schneckenraspel ihnen etwas anzuhaben vermag. Auch die von den höheren Ästen der Bäume herabhängenden oder überhaupt alle in der Krone der Bäume wachsenden Flechten geniessen bis zu einem gewissen Grade den Schutz der Lage. Die meisten Schnecken besteigen nämlich die Bäume nur bis zu einer gewissen Höhe, nämlich nur so hoch, als noch ein mässiger Grad von Feuchtigkeit vorhanden ist. In Folge dieses Verhaltens werden alle jene Flechten, welche in einer höheren Baumregion vegetiren, wenigstens von dem Besuche der Schnecken verschont bleiben.

Die Fälle, in welchen eine Flechtenspecies vor dem Thierfrass nur durch ein einziges Mittel geschützt ist, sind verhältnissmässig selten. Am häufigsten vereinigen sich zu demselben

---

derselbe zu der Gruppe der Flechtensäuren gehören. Seine biologische Bedeutung liegt klar zutage. Der ganze Thallus der Flechte ist dadurch geschützt, dass er in den Kalkstein versenkt ist, nur die Rinde, welche nicht versenkt werden kann, würde schutzlos den Angriffen der Thiere preisgegeben sein. Damit aber auch diese Angriffslinie gesichert werde, treten die chemischen Schutzmittel in Action, und zwar in der Form des weissen, krystallinischen Körpers. Wie dieser Schutzwall erworben wurde, ist fraglich. Man könnte an die Wirkungen einer spontanen Variation denken und an die Fixirung derselben durch die natürliche Zuchtwahl. Wahrscheinlicher ist nur aber die Annahme einer allmäligen Steigerung eines natürlichen Processes, durch welchen ein Excret an einen Ort zur Ausscheidung gelangte, wo für dessen Ablagerung der beste Platz vorhanden war.

Zwecke die chemischen mit den mechanischen Mitteln. So sind z. B. die meisten Arten von *Endocarpon* und *Gyrophora* auf der Oberseite durch dicke Incrustationen von Flechtensäuren chemisch geschützt, während ihre Unterseite durch eine sehr starke Verdickung der Membranen mehr mechanisch behütet wird. Ein ähnliches Verhalten zeigt auch *Umbilicaria*. Die einzelnen Arten dieser Gattung müssen aber einzelne Stellen ihrer unteren Rinde aus Rücksicht auf die Durchlüftung des Thallus bedeutend verdünnen. Diese verdünnten, cyphellenähnlichen Hautstellen liegen aber nicht in derselben Ebene mit den übrigen Theilen der unteren Rinde, sondern sie werden, bildlich gesprochen, von der Flechte zurückgezogen, indem sich der Thallus an diesen Stellen blasenartig nach der oberen Seite zu vorwölbt. Wir haben es hier offenbar mit einem Parallelfall zu den Cyphellen von *Sticta* zu thun. Bei vielen Arten dieser letzteren Gattung werden aber die Athemlöcher (Cyphellen) durch eine exorbitante Anhäufung von Flechtensäuren geschützt (I. Abh., Taf. II, 8 *a*), bei *Umbilicaria* jedoch mechanisch durch das Verbergen und Zurückziehen derselben in tiefe Höhlungen.

Eine besondere Anhäufung von Schutzmitteln treffen wir bei den Apothecien. In Bezug auf die letzteren liegen bei den Flechten die Thatsachen ähnlich wie bei einem grossen Theile der Phanerogamen bezüglich der Blüthen. Wie bei den meisten Blüthenpflanzen nach Kerner[1] ganz merkwürdige Einrichtungen vorhanden sind, um das Herankriechen unwillkommener Gäste zu den Blüthen zu verhindern, so sind auch bei den Flechten die Apothecien von dem unwillkommenen Besuch kleiner, pflanzenfressender Thiere sehr wirksam geschützt.

Die »Ascusfrüchte« der Flechten besitzen entweder eine thallodische Hülle oder nur ein excipulum proprium, d. h. eine ausschliesslich aus Hyphen gebildete Hülle. Letztere gleicht

---

[1] Kerner, Die Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste. Festschrift zur Feier des 25 jährigen Bestehens der k. k. zool.-bot. Gesellschaft in Wien, 1876.

Derselbe, Pflanzenleben, 2. Theil, Fortpflanzung und Vermehrung der Früchte. S. 43.

dann in allen Stücken den entsprechenden Formen der echten Ascomyceten. Die »Fruchtkörper« der letzteren sind theils mechanisch, theils chemisch geschützt. Mechanisch z. B. bei den harten Sphaerien und Hysteriaceen, aber auch bei den gallertigen Bulgarien und Ascoboleen, chemisch bei den Nectrien, farbigen Pezizen etc.

Ähnlich verhalten sich auch die »Fruchtkörper« der Flechten. So zeigen z. B. die »Ascusfrüchte« der Graphidien und Pyrenulaceen, Verrucarien etc. eine harte, die der Biatoreen und anderen eine weiche, gallertige Beschaffenheit. Gewöhnlich werden aber bei den Flechten die mechanischen und chemischen Schutzmittel combinirt. So sind z. B. die Apothecien vieler Arten der Gattungen *Lecidea* und *Biatora* nicht nur durch ihre Häute oder gallertige Beschaffenheit mechanisch geschützt, sondern auch chemisch, indem die meisten derselben durch Flechtensäuren, oder durch verwandte Stoffe, schwarz, blau, roth u. s. w. gefärbt werden. Als ein gemischtes Schutzmittel ersten Ranges wirkt aber, von Ernährungsvortheilen abgesehen, der thallodische Rand der Apothecien (das excipulum thallodes). Gewöhnlich ist derselbe mit der ursprünglichen Fruchtkörperhülle (excipulum proprium) innig verwachsen, und letztere wird dann meist nur rudimentär entwickelt, weil ihre eigentliche Aufgabe, nämlich die feste Umrahmung und Beschützung der Sporenschläuche, von dem thallodischen Rande übernommen worden ist.

Ich habe das excipulum thallodes ein gemischtes Schutzmittel der Apothecien genannt, weil ich glaube, dass es bald mechanisch, bald chemisch wirkt, gewöhnlich aber mit beiden Mitteln gleichzeitig. Bei *Collema* z. B. wirkt seine gallertig schlüpfrige Beschaffenheit mehr mechanisch (1. Abh., Taf. III, 3*b*), bei allen übrigen Flechten, deren obere Rinde durch Flechtensäuren etc. besonders geschützt ist, wirkt es chemisch und mechanisch. Der thallodische Rand zeigt nämlich fast immer dieselbe Färbung wie die obere Seite des übrigen Thallus, d. h. es ist fast immer durch dieselben Stoffe wie der Thallus chemisch geschützt.

Der thallodische Wall wirkt aber auch in vielen Fällen mechanisch, indem er seine Krone mit starken Zähnen und

Stacheln crenelirt, die wohl dazu geeignet erscheinen, weichere Thiere von dem Apothecium zu verscheuchen.

Gelingt es aber einem kleineren Thiere, z. B. einer *Clausilia* oder *Pupa*, den thallodischen Wall trotz seiner Schutzwehren zu übersteigen, so trifft dasselbe auf die Lamina des Apotheciums. Diese ist in den meisten Fällen roth, blau, schwärzlich gefärbt, d. h. durch Flechtensäuren oder durch ähnliche Körper chemisch geschützt (1. Abh. Taf. III, 2 *a—c*). Wollte das Thier bis zu den Sporenschläuchen vordringen, so musste dasselbe erst das Dickicht der gallertigen und oft dicht mit einander verklebten Paraphysen[1] durchbrechen und hätte hier ausser den chemischen Schutzwehren auch noch bedeutende mechanische Hindernisse zu überwinden.

In anderen Fällen wachsen aus dem thallodischen Rande oder aus der nächsten Umgebung desselben lange, spitze Ästchen hervor, so dass das Apothecium wie von Wimpern eingeschlossen wird. Diese Bildungen sind schon den älteren Lichenologen aufgefallen, so namentlich auch dem tiefen und geistvollen Wallroth, der sie in seiner bilderreichen Sprache bei *Usnea florida*, *Ramalina fraxinea*, *Physcia ciliaris*, *Cornicularia tristis* und *Tornabenia chrysophthalma* (1. Abh., Taf. III, 2*c*) als »Metaphosis der regelwidrigen Umsprossung« beschrieben hat. Manchen »Fruchtkörpern« kommt auch der Schutz der Lage zu Gute. So liegen z. B. die Apothecien vieler Arten von *Cornicularia*, *Cetraria*, *Physcia* und *Leptogium* zwischen so vielen spitzen Zweigen und Zacken, dass es weicheren Thieren

[1] Die Paraphysen der Flechten zeigen eine grosse Mannigfaltigkeit der Formen und Eigenthümlichkeiten, welche bisher noch viel zu wenig gewürdigt worden sind. Denn sie weichen nicht nur in Bezug auf ihre Grösse, Gliederung, Festigkeit, Verzweigung, Vergallertung, Verwachsung und Verklebung und Lebensdauer beträchtlich von einander ab, sondern auch in Bezug auf ihren Inhalt, ihre Secrete und Excrete. Dass alle diese Eigenthümlichkeiten ihre besondere biologische Bedeutung haben, ist wahrscheinlich. Nähere Mittheilungen über den Bau der Paraphysen, von Seite des Herrn Dr. Zahlbruckner, der sich eingehend mit diesem Thema beschäftigt, dürften übrigens in nicht allzu ferner Zeit die erwähnte Lücke ausfüllen. Siehe über diesen Punkt auch die interessanten Ausführungen Wainio's in Étude sur la classification naturelle et la Morphologie des Lichens du Brésil. Groupes caractérisés par les paraphyses, p. XXIV.

sehr schwer, wenn nicht unmöglich wird, bis zu den Apothecien vorzudringen. In anderen Fällen wurden die Fruchtkörper tief in den Thallus versenkt und dadurch einigermassen versteckt.

Dies gilt nicht nur für das Gros der pyrenocarpen Flechten, sondern auch für einen Theil der discocarpen, so z. B. für die Urceolarien und vor allen für *Solorina saccata* und *Heppia virescens*. Bei *Nephromium* und *Nephroma* werden die Apothecien auf der Unterseite der Thallusränder angelegt, welche, wie der ganze übrige Thallus, dem Substrate so lange anliegen, bis die Fruchtscheiben reif sind. Dies hat den Vortheil, dass die Apothecien vor allen Thieren, welche über die Oberseite der Flechte dahinkriechen, versteckt und gesichert werden. Zuletzt benimmt sich allerdings der Randlappen des Thallus so, dass die Apothecien nach oben zu liegen kommen und die Asci ihre Sporen in der gewöhnlichen Weise ausschleudern können. Diese auf die Sporenejaculation berechnete Krümmung kann aber den Apothecien nicht mehr zum Nachtheile gereichen, weil dieselben zu dieser Zeit durch die dicke Gallertschichte der Paraphysen und durch deren sonstigen Secrete ausreichend geschützt werden.

Des Schutzes der Lage erfreuen sich bis zu einem gewissen Grade auch jene Apothecien, die sich bei den herabhängenden Formen am äussersten Ende der Äste bilden. Denn um zu diesen Apothecien zu gelangen, müssen die herankriechenden Thiere den Weg über den ganzen Thallus nehmen, der aber oft wegen der vielen chemischen und mechanischen Hindernisse sehr beschwerlich ist.

Weniger klar liegen die Dinge bei den grösseren Arten der *Peltigera*. Hier bildet der Thallus mehr oder weniger regelmässige Rosetten, welche im durchfeuchteten Zustande dem Substrate gewöhnlich ziemlich dicht anliegen. Im trockenen Zustande dagegen wird der Thallus in Folge gewisser Spannungen gewöhnlich so gekrümmt, dass seine freien Ränder sammt den Apothecien hoch emporgehoben werden.

Wollte sich eine herankriechende Schnecke jetzt diesen Rändern und den Apothecien nähern, so würde sie auf einen Wald von Spiessen treffen, die in senkrechter Richtung ihr

entgegenstarren. Im trockenen Zustande wird nämlich ein Theil der Haftfasern und Rhizome aus dem lockeren Substrate gezogen und in diese Lage gebracht. Von der anderen Seite her könnte die Schnecke allerdings leichter zu den Apothecien gelangen. Allein hier trifft sie auf den ältesten Theil des Thallus, der gewöhnlich schon jedes Schutzmittels ledig geworden ist, und von der Flechte (im trockenen Zustande) geopfert wird, um die Apothecien zu retten. Im durchfeuchteten Zustande können die Schnecken in Folge der entgegengesetzten Krümmungen des Thallus die Apothecien leichter erreichen, und zwar auch von der Aussenseite her; allein jetzt werden die Feuchtscheiben durch die aufgequollene Gallerte der Paraphysen hinreichend geschützt. Auch die Thallusränder und lebhaft fortwachsenden Thallustheile sind theils durch Überzüge chemisch wirkender Stoffe, theils durch ein schleim- oder spinnengewebeartiges Hyphengewebe mechanisch geschützt.[1]

Dass die Fruchtkörper (Perithecien) der pyrenocarpen Flechten ebenfalls häufig den Schutz der Lage geniessen, wurde schon oben erwähnt. Interessant und lehrreich ist nur der Umstand, dass jener Theil des Peritheciums, welcher in den Thallus eingesenkt ist, also durch letzteren beschützt wird, in der Regel weich bleibt, während der hervorragende unbeschützte Theil meist schwarz und hart wird oder sich eines chemischen Schutzmittels erfreut.

Schon eine flüchtige Umschau bei den Gattungen *Endocarpon, Lithoicea, Verrucaria* etc. wird das Gesagte erhärten. Wenn aber die Perithecien aus der sehr dünnen, firnissartigen Kruste fast ganz zu Tage treten, also im erwachsenen Zustande so gut wie gar keinen Schutz durch den Thallus geniessen,

---

[1] Am Klopeiner See in Kärnthen fand ich einmal eine kleine helixartige Schnecke auf dem Thallus von *Peltigera aphthosa*. Sie hatte aus dem Thallus schon ziemlich bedeutende Stücke herausgefressen, jedoch immer so, dass die Markschichte und die zahlreich vorhandenen Cephalodien erhalten blieben.

Ich konnte auch mit Hilfe einer Lupe bemerken, dass die Schnecke, deren Bestimmung ich leider versäumte, den Warzen sorgfältig auswich und es auch absolut unterliess, eine Warze auch nur mit der Zunge zu berühren. Sollten etwa die Cephalodien von *Peltigera aphthosa* auch zu den Schutzmitteln gehören?

dann werden sie auch in ihrem ganzen Umfange von der Mündung bis zur Basis geschützt, und zwar gewöhnlich mechanisch, denn sie erscheinen in diesem Falle meistens als schwarze, harte Gehäuse. Die Gattungen *Thelidium, Microthelia, Polyblastia* und *Staurothele* liefern zu dem Gesagten mannigfache Beispiele.

Bis jetzt haben wir nur die reifen Ascusfrüchte der Flechten vom Standpunkte ihres Schutzbedürfnisses vor dem Thierfrass flüchtig[1] betrachtet. Allein es ist klar, dass die jungen Fruchtkörper und ihre Anlagen in einem noch ausgiebigeren Masse dadurch geschützt sind, dass sie entweder ganz in dem Thallus versenkt oder wenigstens durch das geschlossene Excipulum thallodes bedeckt werden. Mit dem Schutzbedürfnisse hängt es wohl auch zusammen, dass die Primordien der meisten Fruchtkörper endoymen Ursprunges sind.

Die eben gegebenen, die Ascusfrüchte betreffenden Mittheilungen, so wenig vollständig sie auch immerhin sein mögen, dürften doch genügen, um meine oben aufgestellte Behauptung: die Fruchtkörper der Flechten verhalten sich in Bezug auf die Häufung der Schutzmittel ganz ähnlich, wie die Blüthen der Phanerogamen, als nicht übertrieben erscheinen zu lassen.

Nach den Fruchtkörpern sollen hier anhangsweise auch die Conidienbehälter (Pycniden) zur Sprache kommen. Auch sie besitzen eine grosse Mannigfaltigkeit der Formen und zahlreiche Structureigenthümlichkeiten, wie mir jeder zugeben wird, der diese »Spermogonien« etwa an der Hand der ausgezeichneten Monographie Lindsays's[2] näher studirt hat. Hier interessirt uns nur die Frage, ob diese Behälter oder ihre Producte, die

---

[1] Eine monographische Behandlung der Früchte sämmtlicher Flechtengattungen, vom Standpunkte des Schutzes gegen die Angriffe der Thiere, würde vielleicht denselben Umfang erreichen, wie die ganze vorliegende Abhandlung.

[2] Lindsay, Memoir on the Spermogones and Pycnides of Filamentous, Fruticolose and Foliaceous Lichens. (Transact. Royal Soc. of Edinburgh, vol. XXII.

Idem, Memoir on the Spermogones and Pycnides of Crustaceous Lichens. (Transac. Linn. Soc., vol. XXVIII.

Siehe auch Nylander, De momento characteris spermogoniorum notula. Flora, 1862, p. 353.

Idem, Synopsis method. Lich., p. 34.

Conidien, Eigenthümlichkeiten besitzen, die als Schutzvorrichtungen angesprochen werden müssen. Diese Frage muss entschieden bejaht werden, denn die Anzahl der Fälle, die das Gesagte erhärten, ist Legion.

Rein mechanisch geschützte Pycniden sind selten, doch treffen wir sie immerhin bei den Formen mit sehr dünner Kruste, und zwar sowohl bei den discocarpen, als auch bei den pyrinocarpen Flechten. Am auffallendsten sind sie bei den Calycieen, Graphideen und Pyrenulaceen, wo sie oft als harte, schwarze Behälter auftreten, die mit den Ascusfrüchten gar keine oder nur eine sehr geringe Ähnlichkeit besitzen. Nur theilweise mechanisch geschützte Pycniden sind ebenfalls nicht selten. Sie kommen dort vor, wo ein Theil der Pycnide in den Thallus versenkt ist, ein anderer nicht. Das aus dem Thallus hervorragende Stück des Conidienbehälters zeigt dann in der Regel eine lederartige oder hornige, das im Thallus versenkte Stück eine weiche Beschaffenheit (1. Abh. Taf. III, 3*d*). Als bekannteres Beispiel führe ich die Pycniden von *Ramalina* an. Am häufigsten jedoch werden die Conidienbehälter chemisch geschützt, und zwar gewöhnlich durch dieselben Stoffe wie die »Fruchtkörper«. Deshalb zeigen sie meistens auch dieselbe Färbung wie die Apothecien, beziehungsweise Perithecien, wie aus zahlreichen Beispielen bei *Biatora* und *Lecidea* etc. erhellt. Mitunter verdanken die Pycniden jedoch ihre Färbung weniger dem Behälter als den hervorgequollenen und intensiv gefärbten Conidien. Dieser Fall kommt z. B. bei den scharlachroth gefärbten Conidienbehältern einiger Arten von *Cladonia* vor.

Wie man sieht, erstrecken sich die Schutzmittel der Flechten auf alle wichtigeren Theile des Flechtenorganismus, auf den Thallus, die Fruchtkörper, Conidienbehälter, Soredien und Sporen. Ja sogar die ersten Keimungsproducte werden, wenn sie längere Zeit lebensfähig bleiben sollen, chemisch und mechanisch geschützt. Ich erinnere nur an die stark verdickten, platt anliegenden und meistens auch durch Flechtensäuren gefärbten Hyphen des Hypothallus von *Rhizocarpon*, *Buellia*, *Lecothecium* etc.

Wie wirksam diese Schutzmittel gegen die Angriffe der Thiere sind, geht einerseits aus der geringen Anzahl der that-

sächlich sich von Flechten nährenden Thieren, anderseits aus der Langlebigkeit der Flechten hervor.

Minder kräftig erweisen sich beschriebene Schutzmittel gegen pflanzliche Parasiten aus der Gruppe der Pilze. Zopf zählt in seinem Werke »Die Pilze« eine lange Reihe dieser Flechtenschmarotzer auf. Von diesen sind indessen nur einige besonders gefährlich, weil sie den ganzen Thallus vernichten, wie z. B. das *Fusarium Kühnii* und manche Arten von *Illosporium*. Die übrigen befallen entweder nur die Apothecien oder bestimmte Arten des Thallus. So bewohnt z. B. das *Celidium Stictarum* Tul. mit Vorliebe diejenigen Apothecien von *Sticta pulmonaria*, welche in der Mitte liegen, die rundständigen dagegen fast niemals. Einige der sogenannten Flechtenschmarotzer dürften sich übrigens bei näherer Untersuchung als blosse Hausgenossen entpuppen, d. h. als Pilze, welche mit der Flechtenalge im gemeinsamen Haushalt leben, ohne jedoch die Existenz des Flechtenpilzes im mindesten zu bedrohen.

Ein Beispiel hiezu liefert die *Pleospora Collematum* Zuk.[1]

3. Aufnahme und Fortleitung des Wassers.

Wenn wir eine trockene Flechte, welche vielleicht schon jahrelang im Herbar gelegen ist, ins Wasser tauchen, so nimmt sie in kurzer Zeit die Form und Gestalt des lebenden Individuums so vollkommen an, dass man darüber in Zweifel sein könnte, ob man einen lebenden oder todten Organismus vor sich habe. Versucht man dasselbe Experiment mit einer phanerogamen Herbarpflanze, so gelingt es bekanntlich nicht. Wie kommt dies? Die Sache ist sehr einfach. Die Form und Gestalt der höheren Gewächse beruht, wenn man vom Holzkörper und dem mechanischen Gewebssystem absieht, hauptsächlich auf dem Turgor der Zellen, ist also an das Leben der Zellprotoplasten gebunden. Sind letztere todt, so collabiren die Zellwände, werden matsch, und kein Wasserzufuhr kann ihnen ihre frühere Steifheit und Elasticität wiedergeben.

---

[1] Zukal, *Pleospora Collematum*, in meiner Arbeit: »Über einige neue Ascomyceten. Verhandl. der k. k. zool. bot. Gesellsch. zu Wien, 37. Band, S. 39, 1887.

Anders bei den Flechten. Hier beruht die typische Gestalt, der ganze Habitus des Individuums auf der Festigkeit der Zellwände. Deshalb bleibt es sich für die äussere Form der Flechte so ziemlich gleich, ob die festen Wände von lebenden Protoplasten bewohnt sind oder nicht. Trotzdem zeigen gerade die Flechten oft ein sehr verschiedenes Aussehen, aber diese Änderung in der äusseren Form, Färbung, Transparenz, Festigkeit, Biegsamkeit, Elasticität etc. hängt nicht vom Leben der Protoplasten, sondern hauptsächlich von dem Umstande ab, ob sich die Zellwände im Zustande der Wasserarmuth oder des Wasserüberflusses befinden. Die Zellwände der Flechten, wie überhaupt die der meisten Pilze, gehören nämlich in einer ganz hervorragenden Weise zu den imbibitionsfähigen Pflanzengebilden, d. h. sie besitzen die Fähigkeit der Wasseraufnahme und Quellbarkeit in einem hohen Grade. Die Quellbarkeit bewegt sich aber zwischen festen Grenzen, welche von der Zellart abhängen, der die Wände angehören. So besitzen z. B. die Wände der Markzellen im Grossen und Ganzen eine geringere Quellbarkeit als die Rindenzellen. Über die Ursache des verschiedenen Grades der Quellbarkeit der Zellhäute wissen wir gegenwärtig noch nichts Sicheres. Doch lässt sich die verschiedene Quellbarkeit ein und derselben chemischen Substanz, nämlich der Zellhäute, durch die Wiesner'sche Dermatosomen-Theorie[1] ziemlich befriedigend erklären, wenn man sich vergegenwärtigt, dass ein geänderter Modus in der Verkettung der Dermatosomen auch die Menge des Imbibitionswassers beeinflussen wird. (Man denke an Badeschwämme mit verschieden construirtem Fasergerüste.)

Da die äussere Gestalt der ausgewachsenen Flechten hauptsächlich auf der Festigkeit und Quellbarkeit der Membranen beruht und da sich diese Eigenschaften der Hyphen

---

[1] Über die Dermatosomen siehe:

Wiesner, Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzungsb. der kais. Akad. der Wissensch. zu Wien, 1866.

Siehe ferner:

Höhnel, Über das Verhalten des vegetabilischen Zellmembran bei der Quellung. Bericht der Deutsch. bot. Gesellsch., 1884, 2. Bd., Heft 2, S. 42, ferner

Wiesner, Die Elementarstructur, Wien, 1892, S. 26, 27, 41.

auch nach dem Tode der Flechten kaum verändern, so kann man den Modus der Wasseraufnahme bei den Flechten auch an Herbarexemplaren studiren, muss aber dann allerdings, um sich vor Fehlern zu schützen, häufig lebende Individuen zur Controle heranziehen.

Wie wichtig das Wasser für die Flechten ist, geht aus den Untersuchungen Jumelle's[1] hervor. Diese Untersuchungen haben nämlich ergeben, dass die Respirations- und Assimilationsenergie bei den wasserreicheren Individuen bedeutend grösser ist als bei den wasserarmen. Doch findet keine gleichmässige Zunahme statt. Ist nämlich der Wassergehalt einer Flechte durch längere Zeit ein geringer gewesen, dann genügt eine schwache Zunahme desselben, um die Assimilations- und Respirationsenergie erheblich zu vermehren. Selbstverständlich ändert sich durch die Wasseraufnahme auch das Gewicht der Flechten. Im Zustande grösster Sättigung mit Wasser ist nach Jumelle das Verhältniss von Frischgewicht und Trockengewicht wie 2·8 : 1, mit den Grenzwerthen von 2 : 1 bei *Pertusaria communis* und 4·31 : 1 bei *Physcia parietina*; bei den Collemen und den meisten übrigen homöomeren, gelatinösen Flechten verhält sich jedoch das Gewicht der mit Wasser gesättigten Flechte zum Trockengewicht wie 35 : 1. Dafür trocknen diese nie ganz aus, wie aus ihrer Athmung und Assimilation hervorgeht. Die übrigen Flechten verfallen jedoch in den Zeiten der Wasserarmuth in eine Art von latentem Zustand, in welchem die Assimilations- und Respirationsenergie ausserordentlich sinkt. Dann genügt schon eine geringe Wasserzufuhr, um beide Lebensthätigkeiten stark anzufachen. Doch können auch die Flechten den wasserarmen Zustand, der entweder bei grosser Kälte oder andauernder Trockenheit eintritt, nicht beliebig lange ertragen. Dies geht schon aus der Athmung der Flechten, die lange des Wassers entbehrten, mit Sicherheit hervor. Eine *Ramalina fraxinea* wurde nämlich von Jumelle während dreier Monate im trockenen Zustande gehalten und dann angefeuchtet. Im Dunklen absorbirte sie

[1] Jumelle, Recherches physiologiques sur les Lichens. (Revue gén. de Bot.), 1892.

hierauf in 17 Stunden 0·149 cm^3 Sauerstoff (ein frisches Exemplar vom gleichen Gewichte in gleicher Zeit 5·55 cm^3). Im Lichte hatte die erstere in 6 Stunden fast nichts, die letztere 2·61 cm^3 Kohlensäure absorbirt. Die Lebensenergie war daher durch die lange Austrocknung sehr geschwächt worden. Wenn aber auch im latenten Zustande Assimilation und Respiration sehr sinken, so sinkt dagegen nicht auch die Transpiration. Diese hängt von der Temperatur, den Winden und von der relativen Feuchtigkeit der Luft ab und kann gerade zur Zeit der Wassernoth bei grosser Hitze sehr gesteigert werden. Es muss nun die Frage aufgeworfen werden, wie ersetzt die Flechte den durch die Transpiration erlittenen Wasserverlust? Nimmt der ganze Thallus den Thau und Regen auf oder nur ein Theil desselben, oder bestehen für die Wasseraufnahme gar besondere Vorrichtungen? Für diejenigen Flechten, welche dem Substrate fest anliegen, wie dies z. B. bei den meisten Krustenflechten der Fall ist, sind diese Fragen leicht zu beantworten; denn hier gibt es nur zwei äussere, zur Wasseraufnahme eventuell befähigte Schichten, nämlich die Rinde und das Mark. Letztere ist erfahrungsgemäss zu diesem Geschäfte vollkommen untauglich. Es bleibt also nur die Rinde übrig. Diese erweist sich thatsächlich zur Wasseraufnahme befähigt, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man eine beliebige Stelle der Oberfläche einer Krustenflechte mit Wasser betupft. Der Wassertropfen wird eingesaugt, aber nicht bei allen Krustenflechten mit gleicher Energie. Die Schnelligkeit, mit welcher ein Tropfen aufgenommen wird, kann als eine Art von Massstab für die Energie der Wasseraufnahme gelten. Als Einheit könnte man die Energie einer Flechte wählen, welche notorisch nur sehr langsam das Wasser aufsaugt und dann durch den Vergleich zu dem Resultat kommen, dass die Energie dieser Flechte z. B. 3, die jener vielleicht 5 beträgt. Diese Daten wären aber sehr ungenau, weil man kaum zwei Flechten findet, bei welchen die Bedingungen der Wasseraufnahme vollkommen gleich sind. Diese wird nämlich durch die Grösse und Configuration der Thallusschüppchen, durch die Flechtensäuren und andere Excrete, durch Trichome und sorediale Bildungen, durch die Öffnungen der Pycniden und

durch zufällige Risse, durch hypothallinische Gebilde und zufällige Algenüberzüge, vor Allem aber durch den Grad der Trockenheit bestimmt. Könnte man alle diese Umstände gleich machen, dann erst wären die Bedingungen für das vergleichende Bemessen der verschiedenen Wasseraufnahmsenergien verschiedener Flechtenspecies gegeben. Da aber diese Gleichmachung der äusseren Bedingungen kaum gelingen dürfte, so müssen wir uns einstweilen bezüglich der Bezeichnung der Wasseraufnahmsenergie mit den Worten langsam, rasch und sehr rasch begnügen. Der unverletzte, soredienlose Thallus von *Pertusaria communis* nimmt z. B. den Wassertropfen nur langsam auf und leitet ihn auch nur langsam seitlich und nach unten weiter. Die Rinde von *Lecanora esculenta* dagegen nimmt das Wasser sehr rasch auf und leitet es auch sehr rasch weiter. Diese Energie der Wasseraufnahme hängt wahrscheinlich mit der Lebensweise der Flechte in Steppen und Wüsten zusammen, welche sie zwingt, jeden noch so flüchtigen Regenschauer oder jede noch so schwache Thaubildung schnell auszunützen. Im Allgemeinen kann man bezüglich der Krustenflechten nur sagen, dass die dünneren und jüngeren Ränder der Kruste das Wasser energischer imbibiren als die älteren Krustentheile.

Bei den Laubflechten kommt es in Bezug auf die Wasseraufnahme zwischen der oberen und unteren Rinde häufig zu einer Art von Arbeitstheilung.

Bringt man z. B. einen Tropfen Eosinlösung auf die obere Seite des trockenen Thallus von *Endocarpon miniatum* und stülpt, um Störungen zu verhindern, eine Glasglocke über denselben, so können 20 Minuten und darüber vergehen, ehe der Tropfen absorbirt wird. Verwendet man aber zu demselben Experiment die Unterseite der Flechte, so wird der Tropfen in derselben Zahl von Secunden aufgesaugt, als er früher Minuten brauchte. Man bemerkt dann auch, wie von der Unterseite aus die Eosinlösung über die Ränder des Thallus hinweg nach der Oberseite geleitet wird, und dass diese dann viel rascher aufsaugt wie früher, als der Tropfen direct aufgelegt worden war. Trocknet man dann ein solches mit Eosin getränktes Exemplar und macht dann durch dasselbe dünne Querschnitte, so über-

zeugt man sich auch, dass die rothe Färbung durch mehrere Zellschichten reicht. Nach diesem Befunde wird also das Wasser von *Endocarpon* hauptsächlich von der unteren Rinde aufgenommen und dann nach der oberen Rinde zu weitergeleitet. In der letzteren leiten vorwiegend die inneren Rindenzellen, während die äusserste Lage derselben, wegen der dort massenhaft vorhandenen Incrustationen von Flechtensäuren etc. von dem Wasser nur schwer durchdrungen werden kann. Ganz ähnlich wie *Endocarpon* verhalten sich im Allgemeinen auch die Parmelien, d. h. im jungen, unversehrten und soredienlosen Parmelienthallus leitet im Allgemeinen die untere Rinde das Wasser viel besser als die obere. Ich sage im Allgemeinen, weil besondere Ausnahmen bei dieser Familie keineswegs selten sind. Letztere kommen häufig dann vor, wenn sich auf der Oberseite des Thallus isidienartige Wucherungen oder Prolificationen bilden oder wenn der Thallus von zahlreichen Soredien durchbrochen wird. Auch die Oberseite der alten Thallustheile rosettartig wachsender Formen, wie z. B. von *Menegazzia pertusa*, *Parmelia conspersa*, *P. centrifuga*, leitet das Wasser ziemlich gut. Dies kommt daher, weil im höheren Alter von der oberen Rinde auch die Flechtensäuren und incrustirenden Substanzen verschwinden, welche das Haupthinderniss für die Aufnahme des Wassers bildeten. Nichtsdestoweniger bleibt die Regel bestehen, dass bei den Parmelien und verwandten Formen vorzugsweise die Unterseite des Thallus zur Wasseraufnahme befähigt ist. Hierin wird sie, wenigstens bei den Holzbewohnern, durch die soliden Rhizoidenstränge nicht wenig unterstützt. Diese senkrecht in das Substrat eindringenden Stränge dienen nämlich nicht nur zur Befestigung des Thallus, sondern sie leiten auch die Feuchtigkeit aus der Tiefe des Substrates gleich Saugdochten der unteren Rinde zu. Zu dieser Leistung sind die Rhizinae solidae ausgezeichnet befähigt, denn sie bestehen aus hauptsächlich longitudinal verlaufenden, nahezu parallelen Hyphen, die so locker neben einander liegen, dass zwischen den einzelnen Hyphen sehr kräftig wirkende Capillargefässe entstehen. Von der Leitungsfähigkeit der Rhizinae solidae kann man sich direct überzeugen, wenn man das untere Ende eines solchen unverletzten Haftstranges in das

Wasser und in die Eosinlösung taucht. Man sieht das Wasser rapid in dem Hyphenstrange in die Höhe steigen und sich auf der unteren Rinde verbreiten. Auch auf indirectem Wege kann man dieselbe Überzeugung gewinnen, wenn man ein grösseres, trockenes, mit einer *Parmelia*, z. B. mit *Xanthoria parietina* besetztes Borkenstück, unten ein wenig befeuchtet. Wenn man sorgfältig arbeitet, dann kann es geschehen, dass der Thallus der *Xanthoria* früher durchfeuchtet wird als die oberste Schichte der Borke. Diese Erscheinung kann aber nur durch die Thätigkeit der soliden Haftstränge erklärt werden. Die Leitungsfähigkeit der soliden Haftstränge macht es auch erklärlich, warum sich die grossblätterigen Parmelien lieber auf Bäumen mit rissiger, rauher Borke ansiedeln als auf Stämmen mit glatter Rinde. Die grossblätterigen Parmelien bedürfen nämlich zu ihrem Gedeihen schon etwas mehr Feuchtigkeit als die kleinen Physcien, Lecanoreen und Graphideen. Diese Feuchtigkeit stapelt wohl die dicke, rissige Borke auf, nicht aber die glatte Rinde, von welcher das wenige Regenwasser, welches überhaupt den Stamm trifft, sehr rasch wieder herabrinnt, ohne aufgenommen zu werden. Selbstverständlich gilt das Gesagte nur für relativ trockene Orte.

Sehr merkwürdig verhalten sich bezüglich der Wasseraufnahme auch die Gattungen *Peltigera* und *Peltidea*. Bei diesen Laubflechten ist bekanntlich nur die obere Thallusseite berindet, die untere nicht. Nun besteht aber die äusserste Lage der oberen Rinde aus sehr verdickten Zellen, welche nur wenig zur Aufnahme und Fortleitung des Wassers geeignet sind. Auf der Unterseite dagegen vereinigen sich die Rhizinen zu netzartig mit einander verbundenen Hyphensträngen. Die Maschen dieses Rhizinennetzes sind in den älteren Theilen des Thallus, weit in den jüngeren Thalluspartien dagegen um ein Vielfaches enger und endigen in dem Thallusrande, also dort, wo das lebhafteste Wachsthum stattfindet und wo sich auch die Apothecien bilden. Es ist noch hinzuzufügen, dass von verschiedenen Punkten des rhizoidalen Netzes dicke, aber locker verfilzte Hyphenbüschel ausgesendet werden, welche in das Substrat (Moos, lockerer Humusboden etc.) oft mehrere Centimeter tief eindringen.

Da das auf der Unterseite des *Peltigera*-Thallus verlaufende Rhizinennetz eine gewisse Ähnlichkeit hat mit den Adern (Gefässen) höherer Gewächse und da es ausserdem nicht selten noch dazu auffallend gefärbt ist, so hat man ihm den Namen »Venennetz« gegeben. Ich habe mich aber überzeugt, dass die Ähnlichkeit des Venennetzes mit den Blattnerven höherer Gewächse nicht blos eine rein äusserliche, sondern eine tiefergehende ist; denn beide Organe, die *Peltigera*-Venen und die Blattnerven dienen im Wesentlichen demselben Zwecke, nämlich der Wasserleitung. Von der Function der *Peltigera*-Venen kann man sich durch einen sehr einfachen Versuch überzeugen. Hängt man nämlich einen grösseren, unversehrten, trockenen *Peltigera*-Thallus so an einem Faden auf, dass der Thallusrand und die Apothecien nach oben und die älteren Thallustheile nach unten zu liegen kommen und bringt dann diese letzteren mit einer Eosinlösung in Berührung, so sieht man, wie die Flüssigkeit einzig und allein in dem Venennetz in die Höhe steigt, den Thallusrand und die Apothecien erreicht und von hier aus mit Hilfe der unteren, dünneren Zellschichten der Rinde auch über die Oberseite des Thallus verbreitet wird. Die zwischen den Venen liegenden Partien des Markes werden durch diesen aufsteigenden Flüssigkeitsstrom nicht benetzt. Im Freien betheiligen sich an diesem Leitungswerke auch die senkrecht nach abwärts gerichteten Rhizinenbündel, indem sie genau so wie Saugdochte wirken und bei trockenem Wetter die Feuchtigkeit aus der Tiefe des Substrates holen. Eine nähere Untersuchung des feineren Baues dieser Hyphenstränge und des ganzen Venennetzes zeigt, dass das Wasser nicht im Inneren der Hyphen, sondern einzig und allein zwischen den Hyphen durch die Kräfte der Capillarität fortgeschafft wird.

Mit dem *Peltigera*-Thallus verwandt ist auch der von *Solorina*. Bei dieser Gattung existirt jedoch kein Venensystem, und das Betriebswasser wird hauptsächlich durch die jüngsten Thallustheile, d. h. durch die Thallusränder vom Substrate direct aufgenommen. Nur die Apothecien, welche zu ihrem Wachsthum und Gedeihen offenbar eines grösseren Masses von Feuchtigkeit bedürfen als der übrige Thallus, stehen durch

ein rindenartiges, wasserleitendes Zellgewebe mit dem feuchten Substrate in einem unmittelbaren Contact.

Nicht minder interessant wie der *Peltigera*-Thallus verhält sich bezüglich der Wasseraufnahme der Thallus von *Sticta*, beziehungsweise *Stictina*. Die Arten beider Gattungen sind beiderseits berindet, doch ist die obere Rinde immer etwas dicker und weit weniger zur Wasseraufnahme geeignet, wie die untere. Letztere bildet übrigens keinen continuirlichen Überzug, sondern zeigt gewisse Unterbrechungen, wo dann die Markschichte ganz oder theilweise zu Tage tritt. Die von der Rinde entblössten Stellen der unteren Thallusfläche bilden entweder kleine, scharf begrenzte Grübchen, die sogenannten Cyphellen, oder minder scharf begrenzte, grössere Flecke (1. Abh., Taf. II. Fig. 8 *a*). Beide Formen der unberindeten Stellen, die Grübchen und die Flecke, treten für das Auge deshalb mehr hervor, weil sie unbehaart sind, während der übrige berindete Theil der unteren Thallusfläche mit kurzen Filzfasern (Haaren) dicht bekleidet wird. Hängt man nun wieder einen trockenen *Sticta*-Thallus senkrecht so an einem Faden auf, dass die älteren Thallustheile nach unten liegen und eine Eosinlösung berühren, so sieht man, wie die Flüssigkeit ziemlich rasch in der unteren behaarten Rinde in die Höhe steigt, um sich endlich auch über den Thallusrand auf der oberen Rinde zu verbreiten. Bei diesem Versuche werden die Cyphellen oder die unbehaarten, cyphellenartigen Flecke selbst nach stundenlanger Einwirkung der Eosinlösung nicht benetzt.[1] Die grosse Leitungsfähigkeit der unteren Rinde muss umsomehr überraschen, als ihr feinerer Bau sich kaum wesentlich von der oberen Rinde unterscheidet. Beide bestehen nämlich aus einem Pseudoparenchym von 2—5 Zelllagen und sind bald aus dickeren, bald aus dünnwandigen Zellen zusammengefügt. Während aber die obere Rinde glatt ist und höchstens von Flechtensäuren und dergleichen Stoffen

---

[1] Da die Eosin-Lösung die von ihr durchfeuchteten Rindentheile deutlich roth färbt und diese Färbung auch im getrockneten Thallus jahrelang sichtbar bleibt, so kann man sich auch auf die oben angeführte Art physiologische Dauerpräparate anfertigen und an denselben jederzeit die Leitungsfähigkeit der unteren Rinde und der Unnetzbarkeit der Cyphellen und der gleichwertigen Organe demonstriren.

incrustirt wird, zeigt die untere Rinde immer die oben erwähnte Behaarung. Die einzelnen Haare bestehen aus einer einzigen Reihe von 2—5 Zellen und können als directe Ausstülpungen der Rindenzellen betrachtet werden. Sie stehen so dicht beisammen, dass zwischen ihnen einerseits und zwischen ihnen und der unteren Rinde anderseits zahlreiche Capillargefässe entstehen, in denen das Wasser ziemlich rasch in die Höhe steigt. Dass es wirklich die Haare sind und nicht die Rindenzellen, welche die Wasserleitung bewirken, davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man bestimmte Stellen der Unterseite vorsichtig so rasirt, dass die Rinde nicht verletzt wird. An den von den Haaren künstlich befreiten Stellen wird dann das Wasser ebensowenig fortgeleitet wie von den Cyphellen und von den cyphellenartigen Stellen. Die Hauptursache, warum die letzteren Organe vom Wasser nicht benetzt werden, liegt also in dem Mangel an jedweder Behaarung.

Eine ganz ähnliche, wasserleitende Behaarung wie bei *Sticta* treffen wir auch auf der unteren Thallusseite vieler Arten von *Nephroma* und *Ricasolia*. Hier fehlen aber die Cyphellen, dafür ist der ganze Rand der Unterseite unbehaart und bildet gewissermassen eine einzige, grosse Cyphelle.

Sehr eigenthümlich verhalten sich bezüglich der Wasseraufnahme manche Physcien. Bei der *Physcia ciliaris* z. B. nehmen die jüngsten Thallusspitzen und die Trichome das Wasser sehr energisch auf. Die Fortleitung desselben besorgt jedoch hauptsächlich ein schmaler Rindenstreifen zu beiden Seiten des bandförmigen Thallus, welcher auf der Oberseite beginnt und auf die Unterseite saumartig hinübergreift.

Überraschend schnell nehmen die stark behaarten Physcien, wie z. B. die *Physcia villosa* (siehe 1. Abh., Taf. I *b*), das Wasser auf. Hier wirken eben die zahlreichen Zwischenräume zwischen den dicht stehenden Trichomen als ebensoviele kräftige Capillargefässe und ausserdem ist die behaarte Rinde selbst zur augenblicklichen Aufnahme und Fortleitung des Wassers besonders befähigt. Bei der Gattung *Cetraria* und insbesondere bei der *C. islandica* ist mir dagegen die grosse Trägheit aufgefallen, mit der das Wasser vom Thallus aufgenommen und fortgeleitet wird. Wenn man z. B. einen

trockenen Thallus dieser Flechte mit den älteren Thallustheilen nach abwärts an einem Faden so aufhängt, dass der unterste Theil desselben etwa $^1/_2$ *cm* tief in eine Eosinlösung taucht, so wird man nach 12 Stunden die obersten Thallusspitzen noch vollkommen trocken finden. Diese ungewöhnliche Langsamkeit in der Wasseraufnahme hängt wahrscheinlich mit den Lebensgewohnheiten und dem Standorte der Flechte zusammen. Sie bewohnt nämlich theils die Tundra, theils die Hochebene der Gebirge und ist den grössten Theil des Jahres unter dem Schnee geborgen und muss in einem anderen Theil desselben unaufhörlich Regengüsse über sich ergehen lassen. Die Zeit, welche sie wirklich trocken verbringt, ist verhältnissmässig kurz, und während dieser Zeit wird ein gewisser latenter Zustand eintreten, in welchem alle Lebensfunctionen, namentlich Athmung und Kohlensäureaufnahme, auf das Minimum reducirt sind. Wollte man die Flechten in ombrophile und ombrophobe eintheilen, wie dies Wiesner[1] jüngst mit den Gefässpflanzen gethan hat, so müsste man an die Spitze der ombrophilen neben die Collemaceen entschieden die Cetrarien stellen; an diese würden sich dann gewisse Cladonien reihen, namentlich die *Cl. rangiferina* anreihen. Denn alle diese Flechten vertragen, besonders auf den nordischen Standorten, eine unglaubliche Menge von Feuchtigkeit, ohne durch dieselbe auch nur im mindesten in ihren Vegetationsverhältnissen beeinträchtigt zu werden.

Wir kommen jetzt zu dem Verhalten der strauchartigen Flechten in Bezug auf die Wasseraufnahme und Fortleitung. Hier hat mich die nähere Untersuchung belehrt, dass das Wasser nicht von den Befestigungspunkten nach den Vegetationspunkten hingeleitet wird, wie z. B. bei allen höheren Landpflanzen, sondern in umgekehrter Richtung von den jüngsten Thallusspitzen nach den ältesten Thallustheilen hin. Auch ist die Energie der unmittelbaren Wasseraufnahme in den jüngeren Thallustheilen um ein Vielfaches grösser als in den

---

[1] Wiesner, Grundversuche über den Einfluss der Luftbewegung auf die Transpiration der Pflanzen. (Sitzungsb. der kais. Akad. der Wissensch. in Wien, 1887).

älteren Theilen. Als aufsaugendes Organ functionirt hier wie überall die Rinde. Nur wo keine eigentliche Rinde vorhanden ist, wie in den Podelien mancher Cladonien- und Stereocaulon-Arten, leitet statt der Rinde die bekannte krause, dicke Deckhyphe. Der Centralstrang von *Usnea*, sowie die Stränge von *Ramalina*, *Evernia*, *Physcia* etc., sowie der mechanische Ring von *Cladonia* leiten nicht, sondern erfüllen nur mechanische Zwecke. Allerdings werden auch sie schliesslich durchfeuchtet, aber dies dauert ziemlich lange. Auch beträgt das aufgenommene Wasser nur einen sehr geringen Bruchtheil des Trockengewichtes. Es gibt aber doch auch Strangbildungen, welche leitend wirken. In dem Strangnetzwerk von *Cladonia retipora* Labill. steigt z. B. das Wasser mit derselben Schnelligkeit in die Höhe wie in einem guten Löschblatt oder im Zucker. Auch in diesem Falle bilden die netzig verbundenen Stränge ein ausgezeichnet wirksames Capillarsystem. Bei den Strauchflechten mit gegittertem und durchbrochenem Thallus, wie z. B. bei *Ramalina reticulata*, kann man bemerken, dass das Regenwasser in den Maschen des Netzwerkes oder in den Thalluslöchern Wasserhäutchen bildet und auf diese Art auch von den herabhängenden Formen längere Zeit festgehalten wird. Solche Wasserhäutchen beobachtete ich auch in den dreieckigen Öffnungen, die man in den Astwinkeln von *Bryopogon Alectoria* und *Cornicularia* nicht selten findet.

Ich habe mir auch die Frage vorgelegt, ob die Flechten das Wasser nicht auch in Dampfform aus der Atmosphäre aufzunehmen vermögen. Mit dem Worte »Dampf« ist hier nicht der sichtbare Nebel gemeint, denn dieser gehört zu den tropfbar-flüssigen Körpern, und sein Durchfeuchtungsvermögen ist evident, sondern der Dampf der Physiker, welcher unsichtbar ist und Tension besitzt. Zu diesem Ende wurden vollkommen trockene Flechten aller Ordnungen über Nacht in einen Raum gebracht, der bei einer Durchschnittstemperatur von 15° C. mit Dampf gesättigt war. Am nächsten Morgen waren immer alle Exemplare ohne Ausnahme so durchfeuchtet, dass der Thallus einen genügenden Grad von Biegsamkeit und Elasticität angenommen hatte, um vor dem Zerbrechen geschützt zu sein. Trotzdem waren sie noch weit von dem Sättigungspunkte

entfernt, denn die meisten derjenigen Flechten, welche sich in der feuchten Kammer mit Wasserdampf mässig durchfeuchtet hatten, konnten noch ganz bedeutende Quantitäten Wasser aufnehmen, wenn ihnen letzteres in flüssiger Form geboten wurde. Immerhin ist durch diese Versuche festgestellt worden, dass die Flechten als höchst empfindliche, hygroskopische Körper angesehen werden müssen, denn sie nehmen nicht nur den Wasserdampf sehr leicht auf, sondern sie verändern dabei auch ihre Gestalt, indem sie nach der Wasseraufnahme ihre Äste lockern oder sonstwie dem Thallus eine andere Configuration geben. Besonders fällt diese Gestaltveränderung an allen gepressten Herbarexemplaren auf nach Durchfeuchtung derselben in der feuchten Kammer.

Wenn aber auch alle Flechten als hygroskopische Körper bezeichnet werden müssen, so weichen sie doch in Bezug auf den Grad der Hygroskopicität erheblich von einander ab. Zu den stark hygroskopischen Formen gehören die dicht behaarten Arten, wie z. B. *Physcia comosa*, *Ph. intricata*, *Ph. villosa*, *Ph. ciliaris*, *Ph. leucomelas*,[1] ferner die auf der Unterseite behaarten Species der Gattungen *Sticta*, *Ricasolia*, *Nephromium*, *Peltigera* und *Mallotium*. Die Trichome dieser Flechten bewähren sich daher nicht nur als Leitorgane für das tropfbarflüssige Wasser, sondern auch als vorzügliche Perceptionsorgane für den Wasserdampf.

An die behaarten Flechten schliessen sich bezüglich der Schnelligkeit, mit der das dampfförmige Wasser aufgenommen wird, unmittelbar die fädigen Formen an, also die Arten von *Usnea*, *Bryopogon*, *Alectoria*, *Ramalina* etc. Am wenigsten hygroskopisch scheinen die Krustenflechten zu sein, namentlich jene, welche ihren Thallus grösstentheils in den Kalk verstecken.

---

[1] Dieselben Physcien zeichnen sich auch durch die Schnelligkeit aus, mit der das Wasser im tropfbar flüssigen Zustande aufgenommen und weitergeleitet wird. Diese Erscheinung hängt höchstwahrscheinlich mit der Wasserarmuth ihrer Standorte und Wohnbezirke zusammen, welche sie zwingt, jede Gelegenheit zur Wasseraufnahme sofort auszubeuten.

An besonders trockenen Orten, z. B. Chiles und Perus wird diese Behaarung so stark entwickelt, dass die betreffende Flechte durch dieselbe oft ein ganz bizarres Aussehen erhält und kaum mehr zu erkennen ist.

Die Hygroskopicität ist für die Flechten eine höchst wichtige Eigenschaft, und nicht wenigen Arten ermöglicht sie geradezu die Existenz. Dies gilt besonders für die Bewohner jener Gegenden, wo es nur wenige Tage im Jahre regnet, wie dies z. B. in manchen Landschaften Chiles, Australiens und Nordafrikas der Fall ist. Aber auch die Flechten, welche das schroffe Felsengeklüfte unserer Hochgebirge bewohnen, an denen weder Schnee, noch Regen haftet, werden aus ihrer Hygroskopicität einen unberechenbaren Vortheil ziehen. Denn es bleibt sich schliesslich gleich, ob das Wasser in tropfbarer Form oder als Dampf aufgenommen wird, die Hauptsache ist immer, dass die Flechten vor dem Verlust des für die ungestörte Function des Protoplasmas so wichtigen Betriebswassers bewahrt bleiben. Allerdings kann der Wasserdampf den Flechten weder Aschensubstanzen, noch Ammoniaksalze, noch salpetersaure Verbindungen zuführen, allein es ist allgemein bekannt, dass die niederen Pflanzen mit unglaublich kleinen Mengen dieser Substanzen ihr Auskommen finden.

Wenn wir uns nun den Vorgang der Wasseraufnahme durch die Flechten vergegenwärtigen, so geschieht derselbe im Allgemeinen so, dass zuerst die Rinde oder ihre Prolificationen (Trichome, Rhizoiden) das Wasser aufnehmen, dann dasselbe durch die nächstliegenden Hyphen bis zu den Gonidien leiten, um es hier aufzustapeln. Die Gonidien bedürfen nämlich in ihrer Eigenschaft als Algen im Allgemeinen einer grösseren Menge von Betriebswasser als die Pilzgewebe. Auch sind ihre oft mächtig entwickelten, stark quellbaren Hüllmembranen zur Wasseraufnahme ganz besonders geeignet. Ganz zuletzt erst werden die Hyphen des Markes durchfeuchtet, und zwar in einer so wenig ausgiebigen Weise, dass das aufgenommene Wasser in der Regel nur einen Bruchtheil des Trockengewichtes ausmacht, während sich in den übrigen Geweben des Flechtenthallus das aufgenommene Wasser zu dem Trockengewichte wie 2 : 1 oder wie 3 : 1, bei den Collemen sogar mitunter wie 30 : 1 verhält.

Nicht minder bedeutungsvoll wie die Wasseraufnahme ist für das Leben der Flechten auch die Wasserabgabe. In dieser Beziehung gilt, soweit meine Erfahrung reicht, die Regel, dass

jene Flechten, welche das Wasser rasch aufnehmen, wie z. B. die behaarten Physcien, dasselbe auch wieder relativ rasch abgeben. Eine Ausnahme von dieser Regel machen jedoch die Collemen, Pannarien, kurz alle Flechten, welche Cyanophyceen in der Gonidienschichte oder als Cephalodien führen. Eine nähere Untersuchung dieser interessanten Thatsache hat mich auch darüber belehrt, dass es hauptsächlich die gallertigen Häute und Hüllmembranen der genannten Algen sind, welche als Wasserspeicher wirken. Bringt man nämlich einen mit Wasser gesättigten *Nostoc* und eine ebenfalls mit Wasser gesättigte Archilichene (im Sinne von E. Fries) in je einen Exsiccator, so braucht der *Nostoc* zum Trocknen die zehnfache Zeit wie die Archilichene, ja er wird eigentlich im Innern nur erst nach Wochen vollkommen trocken. Aus dieser Thatsache schliesse ich, dass die Cyanophyceen im Flechtenthallus, unbeschadet anderer Functionen, als Wasserspeicher wirken. Sollte die Häufigkeit, mit der die Cyanophyceen als fremde Gäste im Innern des Flechtenthallus oder (bei den Krustenflechten) auf der Oberfläche derselben gefunden werden, nicht ganz besonders zu ihrem Wasserspeicherungsvermögen in einer directen Beziehung stehen? Ich bin sogar zu der Ansicht geneigt, dass auch andere Pflanzen, welche mit den Cyanophyceen in einer Symbiose leben, wie z. B. *Gunnera*, *Azolla*, *Pellia*, *Marchantia* etc., dies nur deshalb thun, weil sie mit den kleinen Einwohnern (*Nostoc*-Kugeln etc.) ebensoviele Wasserbehälter beherbergen. Die genannten Pflanzen bedürfen nämlich zu ihrem Gedeihen unter allen Umständen grosser Feuchtigkeit, deshalb mögen ihnen auch die eingeschlossenen Cyanophyceen zu den Zeiten der Wassernoth gute Dienste leisten. Das Eindringen der Cyanophyceen in ihre Werthe lässt sich aber theils auf das Bewegungsvermögen der genannten Algen, theils auf chemotropische Reizwirkungen zurückführen. Bei den Flechten werden jedoch die zufällig angeflogenen oder vorhandenen Cyanophyceen von den Hyphen festgehalten, unter Umständen auch umstrickt und weitertransportirt.

4. Die Durchlüftung des Flechtenthallus.

So wie die Thiere müssen auch die Pflanzen athmen, d. h. sie müssen Sauerstoff aufnehmen und denselben zur Oxydation bestimmter Verbindungen verwenden. Dies steht seit Saussure's[1] denkwürdigen Untersuchungen für alle Pflanzen fest. Der zur Athmung benöthigte Sauerstoff wird gewöhnlich aus der Atmosphäre, beziehungsweise aus der Bodenluft entnommen, und nur die untergetauchten Gewächse decken ihren Sauerstoffbedarf aus der vom Wasser absorbirten Luft.

Manche Pflanzen können jedoch auch solchen Sauerstoff einathmen, der bereits in anderen Molekülen gebunden ist, d. h. sie können diesen Molekeln die Sauerstoffatome entreissen und so Veranlassung zu weitgehenden chemischen Umwandlungsprocessen geben. Man nennt diesen Oxydationsprocess seit Pflüger (1875) »intramoleculare Athmung«. Letztere kommt, wie Pasteur[2] zuerst gezeigt hat, insbesondere gewissen Pilzen zu und manifestirt sich bei der Gährung und anderen Fermentationen in der grossartigsten Weise. Die Athmung der Flechten wurde in jüngster Zeit durch Jumelle[3] untersucht. Durch letzteren wurde festgestellt, dass die Flechten sehr energisch athmen, und zwar insbesondere im Dunklen, weil sich in diesem Falle beide Componenten des Flechtenthallus an der Sauerstoffaufnahme betheiligen. Dabei ist das Verhältniss zwischen der abgegebenen Kohlensäure und dem aufgenommenen Sauerstoff bei den heteromeren Flechten wie 1 : 0·8, bei den homöomeren wie 1 : 0·6. Auch sehr hohe Temperaturextreme, wie —20° C. Kälte oder 40° C. Wärme, behindern die Flechten in ihrer Athmung nur wenig. Nachdem festgestellt worden ist, dass die Flechten sehr energisch

---

[1] Th. de Saussure, Chemische Untersuchungen über die Vegetalien. Deutsch von Voigt, 1865.

[2] Pasteur, Mémoire sur la fermentation alcoolique. Ann. de chim. et phys. 1860 und Étude sur la bière, Paris 1876.

Derselbe, Flora 1863, S. 9.

[3] Jumelle, Recherches physiologiques sur les Lichens. (Revue gén. de Bot., vol. IV, 1892.)

athmen und die Sauerstoffaufnahme selbst bei ausserordentlich extremen Temperaturen nicht erlischt, tritt an uns die Frage heran, ob alle Theile der Flechte in gleicher Weise an der Sauerstoffaufnahme participiren oder ob gewisse Theile der Flechte ganz besonders für die Aufnahme, Aufspeicherung und Fortleitung der Luft geeignet erscheinen?

Es kann kein Zweifel darüber obwalten, dass bei dem weitaus überwiegenden Theile der Flechten letzteres der Fall ist. Die nähere Untersuchung hat sogar die überraschende Thatsache ergeben, dass einzelne, hoch entwickelte Laubflechten Einrichtungen besitzen, welche mit den Spaltöffnungen der höheren Gewächse in Parallele gestellt werden können.

Es wurde in dieser Abhandlung schon wiederholt hervorgehoben, dass die Markschichte als derjenige Theil des Thallus bezeichnet werden muss, der vorzugsweise zur Aufnahme und Aufspeicherung der Luft geeignet erscheint. Ich glaube sogar hier die Vermuthung aussprechen zu sollen, dass möglicherweise der ganze Bau der Markhyphen (die Art ihrer Verzweigung, ihre Oberfläche und Elasticität und Festigkeit) ganz speciell dazu angepasst ist, die atmosphärische Luft aufzunehmen und festzuhalten.[1] Von der Kraft wenigstens, mit der die Luft von dem Netzwerk des Markes festgehalten wird, kann sich jeder eine Vorstellung machen, der einen Flechtenthallus nach einem mehrtägigen Regen oder nach einem mehrstündigen Einweichen näher untersucht. Die Markschichte wird dann immer noch, wegen der zwischen den Markhyphen festgehaltenen Luft, rein weiss erscheinen.

Selbst in den dünnen, im Wasser des Objectträgers liegenden Thallusschnitten will die Luft nicht ganz aus dem Marke entweichen, und man muss zur Luftpumpe oder zum absoluten Alkohol greifen, wenn man die Luftblasen aus den Schnitten ganz vertreiben soll. Da alle lebenden Zellen athmen und die Zellen der Rinde von oben her nur schwer für die Luft durchgängig sind, so müssen wir annehmen, dass die Luft aus

---

[1] Möglicherweise reichen die zwischen den Markhyphen immer vorhandenen Zwischenräume für sich allein schon zur Erklärung der sich dort hartnäckig erhaltenden Luft aus.

dem Marke nicht nur die Gonidien, sondern auch die Zellen der Rindenschichte, kurz alle lebenden Protoplasten des Thallus mit Sauerstoff versorge. Auf diese Weise müsste die in der Markschichte aufgestapelte Luft immer sauerstoffärmer werden, wenn der Sauerstoffverlust von aussen her nicht ausgeglichen würde.

Es lässt sich auch in der That nachweisen, dass die Luft im Marke immer mit der äusseren Atmosphäre in einer mehr oder minder directen Communication steht. Betrachten wir z. B. die Krustenflechten.

Dieselben liegen grösstentheils unmittelbar mit ihrer Markschichte dem Substrate auf und werden durch die meist zu Rhizoiden umgewandelten untersten Markfasern gewöhnlich so auf der Unterlage befestigt, dass sie nur unter Beobachtung besonderer Vorsichtsmassregeln von denselben losgelöst werden können.

Dennoch steht die Luft ihres Markes mit der äusseren Atmosphäre in Verbindung. Davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man eine beliebige Krustenflechte in Glycerin oder Olivenöl taucht und dann mit einer starken Lupe betrachtet. Zahlreiche, unter der Flüssigkeit schwarz erscheinende Luftblasen zeigen dann die Punkte an, wo die Luft der Atmosphäre mit der Luft des Markes communicirt. Auch bei den hypophlöodischen Krustenflechten und bei den Kalkflechten mit unterirdischem Thallus verhält sich die Sache ähnlich, weil in ersterem Falle die Luft durch das lockere, meist abgestorbene Periderm ungehindert zu dem Thallus treten kann, im zweiten dagegen die Kalkhöhlen immer etwas grösser sind als die darin steckenden Thallustheile.

Sehr ein eigenartiges Bild liefern unter dem Mikroskop dünne Schnitte durch den Thallus der Gallertflechten, wenn dieselben trocken, d. h. ohne vorhergehende Aufweichung, in wasserfreies Glycerin oder Olivenöl gelegt worden sind. Man staunt dann über die Menge der schwarzen, lufthaltigen Linien und Flecke, von denen die durchscheinende Thallusmasse oft in einer sehr zierlichen Weise durchzogen wird (Abh. 1, Taf. III, 3). Die schwarzen Canäle und Flecke bezeichnen nicht nur die luftführenden Grenzlinien zwischen den Hüllmembranen

der *Nostoc*-Schnüre und *Gloeocapsa*-Familien, sondern sie begleiten auch nicht eben selten die die Gallertmasse durchsetzenden Hyphen, insbesondere das Trichogyn und den Hüllapparat der jungen Apothecien und Pycniden.

Macht man ferner einen Schnitt durch das trockene Apothecium einer grösseren *Collema*-Species und beleuchtet denselben in Glycerin oder Olivenöl unter dem Mikroskop, so erscheint das ganze Hypothecium und ein Theil des Excipulums schwarz, d. h. mit Luft erfüllt (Abh. 1, Taf. III, 3). Nun fallen aber gerade die grösseren *Collema*-Arten, wie schon Zahlbruckner[1] hervorgehoben hat, durch ein mächtig entwickeltes Hypothecium auf. Die Zellen dieses Hypotheciums enthalten aber, wenigstens in den vorgeschritteneren Entwicklungsstadien des Apotheciums, Luft, bilden also in ihrer Gesammtheit eine Art von Luftpolster, welchem das Apothecium aufsitzt. In dem gegebenen Falle liegt wohl die Annahme sehr nahe, dass der Luftpolster für das Apothecium dieselbe Bedeutung besitzt wie das Mark für den Thallus einer heteromeren Flechte, nämlich die eines Durchlüftungsapparates. Aus meinen eben angedeuteten Untersuchungen über die Durchlüftung der homöomeren Flechten gehen zwei Thatsachen hervor: 1. dass auch in den gallertigen Thallus reichlich Luft eindringt; 2. dass es insbesondere die Hyphen des fertilen Apparates sind, welche von besonders dicken Lufthüllen umgeben werden. Es ist allerdings richtig, dass auch die *Nostoc*- oder *Gloeocapsa*-Protoblasten athmen und in Folge dessen die Gallerte der bezüglichen Algen bis zu einem gewissen Grade für die Luft durchgängig sein muss. Die Hyphen des fertilen Apparates scheinen aber mehr Sauerstoff zu bedürfen als die Algenzellen, deshalb umgeben sie sich auch mit eigenen Lufthüllen. Im Lichte dieser Thatsachen erscheint die Hypothese von van Tieghem,[2] nach welcher

---

[1] Zahlbruckner, Beiträge zur Flechtenflora von Nieder-Österreich, III., Verhandl. der k. k. zool.-botan. Gesellsch. in Wien, 1890, S. 289—290.

[2] Van Tieghem, Neue Beobachtungen über die Fruchtentwicklung und vermeintliche Sexualität der Basidiomyceten und Ascomyceten. Botan. Zeitung, 1876.

das von Stahl[1] entdeckte Trichogyn der Collemaceen als eine Art von Respirationsorgan functioniren soll, um vieles plausibler als ehedem.

Die Strauchflechten werden gemeinhin von einer sehr dicken, interstitienlosen Rinde ringsum eingeschlossen, und es könnte gerade bei diesen Flechten zweifelhaft sein, ob ihr Luftgewebe, ich meine das Mark, jederzeit mit der Atmosphäre in Communication stehe. Es lässt sich jedoch die fragliche Verbindung auch bei dieser Gruppe in jedem einzelnen Falle nachweisen. Betrachten wir z. B. die Gattung *Usnea*. Hier wirken stets mehrere Factoren zusammen, um das genannte Ziel zu erreichen. So ist erstens die Rinde nicht überall gleich dick, sondern sie besitzt zahlreiche verdünnte Stellen, an denen das Mark beinahe an die äusserste Hautschichte reicht. Dass diese verdünnten Hautstellen für die Luft durchgängiger sein müssen wie die oft exorbitant verdickten, liegt auf der Hand (Abh. 1, Taf. II, 1 und 2 *a*). Zweitens besteht die Rinde an den jüngsten Thallusspitzen nur aus einer einzigen Lage fast paralleler Hyphen, welche sich über der Vegetationsspitze kuppelartig zusammenneigen. Die Rinde der Thallusspitzen wird aber wegen ihrer grossen Zartheit dem Durchgang der Luft nur einen geringen Widerstand entgegensetzen. Das Gesagte gilt auch für die zahlreichen Warzen und Papillen des *Usnea*-Thallus. Drittens wirken die zahlreichen entleerten Spermogonienbehälter (Pycniden), mit denen der *Usnea*-Thallus übersäet ist, als ebensoviele Athemlöcher. Der Basaltheil dieser Pycniden besteht nämlich aus einem ziemlich lockeren Hyphengeflecht und reicht bis in die Markschichte. Nach der Entleerung der Conidien wird ferner die Höhlung der Pycnide mit einem Hyphengeflecht ausgefüllt, welches sich in Bezug auf den Luftgehalt von dem Marke nur wenig unterscheidet. Viertens setzen auch alle Soredien das Mark mit der äusseren Luft in directe Verbindung.[2] Fünftens zeigt die Rinde des

[1] Stahl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. I., Über die geschlechtliche Fortpflanzung der Collemaceen. Leipzig, 1877.

[2] Man hat sich daran gewöhnt, alle von der Rinde entblössten Thallusstellen als Durchbruchsstellen der Soredien zu betrachten. In vielen Fällen mag diese Annahme auch richtig sein. In anderen dagegen liegen die morpho-

älteren Thallus fast immer tiefe ringförmige Risse, welche senkrecht zur Thallusaxe orientirt sind und bis zur Markschichte reichen. Selbstverständlich wirken bei der Durchlüftung des *Usnea*-Thallus nicht immer alle fünf Factoren in gleicher Weise mit. Bald steht der eine im Vordergrunde, bald der andere. Immer aber liegen die Dinge so, dass sich stets die Luft des Markes, in Bezug auf Spannung, Feuchtigkeitsgehalt, Sauerstoffmenge etc. mit der äusseren Luft in das Gleichgewicht setzen kann.

Bei den Gattungen *Bryopogon* und *Alectoria* besteht der Thallus aus einem fadenförmigen, hohlen Cylinder, der einen grossen, axil gelegenen Luftraum einschliesst, mit welchem das Mark in unmittelbarer Verbindung steht. Diese Gattungen besitzen also, wie manche Wasserpflanzen, ein inneres Luftreservoir.

Übrigens sorgen auch hier zahlreiche Soredien und leere Pycniden, sowie dünne Hautstellen für genügende Ventilation (Abh. 1, Taf. II, 1 *a*).

Bei *Cornicularia*, namentlich bei *C. tristis* und *C. aculeata* v. *obtusa*, weichen die Rindenhyphen auf der kuppelförmigen Vegetationsspitze so stark auseinander, dass dort zuweilen ein völliger Porus entsteht. In extremen Fällen schlagen sich bei *C. tristis* die ursprünglich über den Vegetationspunkt zusammengeneigten Hyphen zurück und bilden um den terminalen Porus herum eine Art von grobem Pinsel. Auch zeigt die Rinde dieser Gattung im Querschnitte sehr grosse Unterschiede in der Dicke. Über diesen Punkt sagt Schwendener:[1] »Sehr häufig beobachtet man z. B. den Fall, dass dieselbe (die Rinde) förmlich in zwei Hälften getheilt erscheint, indem die Lockerung des Gewebes sich auf zwei diametral gegenüberliegenden Punkten bis auf den äussersten, von dunkel gefärbten Fasern gebildeten Rand erstreckt«. Ich selbst sehe in dieser Structureigenthümlichkeit eine Vorrichtung, welche speciell der

---

logischen Verhältnisse so, dass an diesen Orten überhaupt keine Soredien gebildet werden. Im letzteren Falle wäre es vielleicht zweckmässiger solche hautlose Thallusstellen als Luftlöcher zu bezeichnen.

[1] Schwendener, Untersuchungen über den Flechtenthallus, I., S. 41.

Ventilation des sonst durch eine äusserst dichte Rinde ausgezeichneten Cornicularienthallus dient. Bei den Gattungen *Evernia* und *Ramalina* communicirt die äussere Luft mit der des Markes einerseits durch die dünn berindeten Thallusspitzen und andere verdünnte Hautstellen, anderseits durch die Soredien und Pycniden. Die verdünnten Hautstellen bilden sich häufig zwischen den netzartig mit einander verbundenen Strängen. Dort kann die durch diverse Spannungen erzeugte Lockerung des Rinden- und Gonidiengewebes oft so weit gehen, dass das Mark unmittelbar zu Tage tritt. In manchen Fällen verschwindet sogar letzteres, bald nur auf der einen Thallusseite, bald auf beiden, so dass ganze Löcher entstehen.

Die Podetien von *Cladonia* besitzen einen centralen Hohlraum, der in der ersten Jugend mit dem Marke der Thallusschüppchen, später unmittelbar mit der äusseren Luft in Berührung steht. Im Verlaufe des Wachsthums werden nämlich die Thallusschüppchen, in denen sich die Podetien in einer ganz ähnlichen Weise wie die Primordien der gewöhnlichen Apothecien entwickelt haben, sowohl nach oben, als auch nach unten durchbrochen und umgeben schliesslich den Basaltheil der Podetien in der Form einer Manschette. Später stirbt auch diese, sowie der unterste Theil des Podetiums allmälig ab, und dann communicirt die centrale Lufthöhle unmittelbar mit der äusseren Atmosphäre.

Es ist übrigens noch sehr fraglich, ob die innere lufterfüllte Höhlung an der Durchlüftung des Podetiums einen hervorragenden Antheil nimmt. In den Vegetationsspitzen der Podetien wird dies wohl der Fall sein; für die gonidienführenden Schüppchen der äusseren Mantelfläche dagegen ist der innere Luftraum offenbar bedeutungslos, denn hier tritt die äussere Luft mit dem Marke in eine directe Verbindung. Dasselbe gilt auch mutatis mutandis für *Stereocaulon* (Abh. 1, Taf. II, 5 und 7).

Sehr reich mit Luft erfüllt erscheint auch der Thallus von *Roccella*. Dieselbe reicht, wie uns jeder Längsschnitt durch den Thallus deutlich macht, bis zu dem Hyphengeflecht am Grunde der senkrecht aufgerichteten Rindenhyphen. Letztere

sind oft selbst, besonders im unteren und älteren Thallus vollkommen leer und mit Luft erfüllt. Auch der Thallus von *Sphaerophorus* enthält trotz seiner ungewöhnlich dicken Rinde eine grosse Menge Luft. Da aber hier im trockenen Zustande die Rinde sehr brüchig ist, so zeigt dieselbe häufig tiefe Risse, die gewöhnlich senkrecht auf die Längsaxe des Thallus orientirt sind und häufig bis zur Markschichte reichen. Auch bei dieser Gattung sterben die Zellen der älteren Rinde ab und erfüllen sich mit Luft. Ein Tangentialschnitt durch die ältere Rinde von *Sphaerophorus* gibt deshalb wegen der grosslumigen, sehr unregelmässig geformten und mit Luft erfüllten Zellen ein ganz eigenartiges Bild. Neben den Rissen sorgen noch zahlreiche alte Spermogonienöffnungen und bei *Roccella* überdies noch die hier sehr häufig auftretenden Soredien für die Durchlüftung des Thallus.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass bei den Strauchflechten gewöhnlich mehrere Umstände zusammenwirken, um die Durchlüftung des Thallus zu sichern, dass aber dieses Ziel unter allen Umständen erreicht wird, wenn auch die Mittel hiezu in einer mannigfachen Weise wechseln.

Bei den Laubflechten ist besonders die Unterseite des Thallus an der Durchlüftung betheiligt. So treffen wir schon auf der Unterseite von *Cetraria islandica*, soweit man überhaupt bei dieser Flechte von einer solchen reden kann, eigenthümliche weisse, unregelmässig begrenzte Flecke, welche wie Narben aussehen. Untersucht man diese Flecke näher, so findet man, dass an diesen Stellen die Rinde und die Gonidien (für den Fall, dass solche überhaupt vorhanden sind) fehlen und dass hier die Markhyphen unmittelbar zu Tage treten (Abh. 1, Taf. II, 6 *a*). Zwischen den locker verwebten Hyphen dieser Flecken, welche überdies durch Excrete besonders geschützt werden, haftet die Luft mit solcher Kraft, dass sie selbst durch künstliche Mittel (Luftpumpe, absoluten Alkohol) nur schwer aus denselben vertrieben werden kann. Weicht man den Thallus der genannten *Cetraria* im Wasser auf, so erscheint derselbe im durchfallenden Lichte transparent, bis auf die weissen Flecke, welche wegen der dort vorhandenen Luft undurchsichtig und dunkel bleiben. Das isländische Moos gehört daher zu den

wenigen Flechten, bei denen im durchfeuchteten Zustande die Luft auch aus der Markschichte verdrängt wird, daher ihre Transparenz. Eine umso grössere Wichtigkeit besitzen aber für das Leben der Flechte die weissen Flecke. Sie müssen geradezu als Lungen angesprochen werden, welche den Thallus während den grössten Theil des Jahres — wo er sich nämlich im durchfeuchteten Zustande befindet — mit Sauerstoff versorgen. Damit soll jedoch keineswegs die Möglichkeit geleugnet werden, dass sich auch andere Factoren, namentlich die Oberfläche, an der Durchlüftung der Flechte betheiligen.

Bei den Parmelien kommt die Durchlüftung des Thallus hauptsächlich mit Hilfe der unteren Rinde zu Stande. Letztere ist nämlich bei den Flechten dieser Familie ziemlich dünn und nicht nach dem pseudoparenchymatischen, sondern nach dem myceliaren Typus gebaut. Zudem stirbt sie sehr bald ab und ihre Zellen enthalten dann Luft. Eine weitere Eigenthümlichkeit dieser unteren Rinde besteht darin, dass sie dem intercularen Flächenwachsthum des Thallus nur in ihrer Jugend zu folgen vermag. Im älteren Thallus wird sie passiv gedehnt und reisst dann häufig an mehreren Stellen auf, so dass die Markschicht blossliegt. Besonders deutlich sieht man dieses Verhalten der unteren Rinde bei *Menegazzia pertusa*, *Parmelia physodes*, *P. perlata*, *P. saxatilis*, *P. encausta*, *P. caparata*, *P. conspersa* und *Xanthoria parietina*. Bei vielen Physcien sind die Thalluslappen überhaupt nur in ihrer Jugend auch auf der Unterseite mit einer Rinde bekleidet. Im späteren Alter ist der grösste Theil der unteren Thallusfläche überhaupt nicht berindet, und die Luft des Markes communicirt dann unmittelbar mit der äusseren Atmosphäre. Bei *Parmelia stygia* v. *lanata* und theilweise auch bei *P. fahlunensis* werden die schmalen Thalluslappen stielrund, und die Flechte gleicht dann äusserlich mehr einer *Alectoria* als einer Laubflechte. Diese Formveränderung geht mit einer ausserordentlichen Verdickung und Verhärtung der Rinde Hand in Hand. Macht man durch den Thallus dieser Flechten einen Querschnitt, so sieht man, dass sich das Mark an zwei entgegengesetzten Stellen bis fast an die äusserste Peripherie des Thallus erstreckt. Bei diesen Parmelien wird also die Durchlüftung des Thallus genau durch

dasselbe Mittel bewirkt wie bei *Cornicularia* und warum? Weil bei diesen Flechten auch die Berindung dieselbe Beschaffenheit erlangt hat wie bei *Cornicularia.* Ist dies nicht hoch interessant? Wenn die Parmelien auch im Allgemeinen von unten aus durchlüftet werden, so zeigt nicht selten auch die obere Rinde mancherlei Structureigenthümlichkeiten und Einrichtungen, welche gleichfalls das Eindringen der äusseren Luft in den Thallus ermöglichen. Der Thallus von *Menegazzia pertusa* z. B. besitzt zahlreiche Löcher, welche gewöhnlich bis zur unteren Rinde reichen. Da aber der Rand dieser Löcher nicht mit einer interstitienlosen Rinde, sondern nur mit einem locker verwebten Hyphenüberzug bekleidet ist, so wirken die genannten Thallusöffnungen als ebensoviele Luftlöcher, welche die Luft des Markes mit der äusseren Atmosphäre in Verbindung setzen.

Bei *Parmelia olivacea* var. *aspera* (Abh. 1, Taf. III, 1 *a*) ist die obere Rinde mit zahlreichen, warzenförmigen Ausstülpungen übersäet, welche immer mit einem lockeren, lufthülligen Hyphengewebe erfüllt sind, das mit dem Marke in einer unmittelbaren Verbindung steht. Gonidien fehlen in der Regel oder sie sind nur im Basaltheile vorhanden. Die Spitze oder Kuppe dieser Thallusprotuberanzen ist mit einer sehr dünnen Rinde überzogen. Letztere verschwindet aber häufig ganz, und es entwickelt sich ein veritabler Porus, welcher wie ein Kamin der äusseren Luft unmittelbaren Einlass gewährt. Ich muss hinzufügen, dass diese Kamine nur dann von der Flechte geöffnet werden, wenn die obere Rinde sehr verdickt worden ist und eine fast hornartige Beschaffenheit angenommen hat. Ähnliche Kamine fand ich bei *Cornicularia tristis*, und bei manchen Parmelien, wie z. B. bei *Parmelia stygia.*

Bei *Parmelia saxatilis* und *P. caparata* etc. ist die Oberseite nicht glatt, sondern zeigt flache Vertiefungen und gratartige Erhöhungen, die netzförmig mit einander in Verbindung stehen. Auf den Graten ist nun die Rinde oft so dünn, dass sie nicht selten an diesen Stellen zerreisst. Häufig ist auch die Thallusoberfläche mit zahlreichen isidienartigen Ausstülpungen und Eflorescenzen bedeckt, die sämmtlich nur sehr dünn berindet sind.

Bei anderen Formen wieder, wie z. B. bei *Menegazzia pertusa*, *Parmelia physodes*, *P. encausta* etc. treten auf der Oberseite des Thallus eigenthümliche schwarze Flecke[1] auf. An diesen Stellen fehlen in der Regel die Gonidien, und das Mark wird nur von einer dünnen Rinde bekleidet, welche einen ähnlichen Bau besitzt wie die Rinde auf der Unterseite des Thallus. Unregelmässig verdünnte Hautstellen kommen auch auf der Oberseite des Thallus von *Gyrophora* vor. Hier aber bilden sie nicht die Grate, sondern die Thäler, während die verdickten Hautstellen hügelartig vorspringen. In den Thälern ist aber die Haut oft so dünn, dass die Gonidien fast zu Tage treten. Bei einigen Arten, zu denen auch die *Gyrophora hyperborea* gehört, liegt unter der verdünnten Rinde direct das Mark, während die Gonidien nur unter jenen Stellen entwickelt werden, welche hügelartig vorspringen. Da bei der Gattung *Gyrophora* die untere Rinde gewöhnlich sehr stark entwickelt und überdies auch noch mit Flechtensäuren und ähnlichen Substanzen incrustirt ist, so werden wohl hauptsächlich die verdünnten Stellen der oberen Rinde die Aufgabe lösen, die Luft des Markes mit der äusseren Atmosphäre in Verbindung zu setzen. Selbstverständlich können alte Spermogonienöffnungen, Soredien und dünne Thallusausstülpungen, wo sie vorkommen, an der Durchlüftung des Thallus participiren.

Bei den Gattungen *Endocarpon* und *Heppia* treffen wir auf einen Thallustypus, bei welchem die Markschichte sehr reducirt erscheint, mitunter sogar ganz fehlt. Dann zeigt der Thallus auf dem Quer- und Längschnitt ein vollkommen pseudoparenchymatisches Gefüge. Seine Durchlüftung erfolgt mit Hilfe zahlreicher Intercellulargänge, welche zwischen den Zellen des Pseudoparenchyms ein förmliches Netzwerk bilden. Von der Existenz dieser Intercellulargänge kann man sich überzeugen,

---

[1] Solche schwarze Flecke treffen wir auch auf dem Thallus von *Verrucaria calciseda*. Wenn man mit dem Taschenmesser diese Flecke durchsticht, so überzeugt man sich, dass an diesen Stellen der Thallus gar nicht oder nur wenig verkalkt ist. Der Bau der schwarzen Rinde ist überdies ein solcher, dass überall die Luft gut eindringen kann. Ich mache auf die Durchgängigkeit der schwarzen Flecke für die Luft hier ausdrücklich aufmerksam, ohne damit aber eine andere Function auszuschliessen.

wenn man eine Serie Thallusschnitte trocken, d. h. ohne vorhergehende Aufweichung in Olivenöl, einbettet und unter dem Mikroskop studirt. Man überzeugt sich dann auch, dass die Luft vorzugsweise durch die obere Rinde in den Thallus dringt, weil viele schwarze Linien (Luftcanäle) senkrecht zur oberen Thallusfläche führen. Diese senkrechten Intercellulargänge münden nämlich in besondere Poren und Porenanlagen, mit denen der junge *Endocarpon*-Thallus geradezu übersäet ist. Doch möchte ich nicht behaupten, dass diese Poren eigens zu dem speciellen Zwecke der Durchlüftung angelegt werden. Die Sache ist vielmehr so, dass ein Theil derselben später als Auswurfsöffnung den Pycniden dient und wohl auch als solche angelegt wird. Ein anderer Theil der Poren steht jedoch auch im alten Thallus nicht mit den Pycnidenhöhlen, sondern mit den Intercellulargängen in Verbindung. Bei *Endocarpon* dürfte übrigens die Luft auch durch die untere Rinde, trotz ihrer bedeutenden Mächtigkeit, in den Thallus dringen, weil dieselbe, wenigstens im späteren Alter, aus abgestorbenen, mit Luft erfüllten Zellen besteht und ihr Pseudoparenchym ebenfalls Intercellulargänge zeigt. Ganz ähnlich wie *Endocarpon* verhält sich auch bezüglich der Durchlüftung der *Heppia*-Thallus, denn auch in ihn dringt die äussere Luft mittelst Intercellulargänge ein.

Bei den Peltideen steht die Luft des Markes mit der äusseren Atmosphäre in directer Verbindung, weil die hiehergehörigen Flechten auf ihrer Unterseite rindenlos sind. Doch ist zu bemerken, dass bei *Solorina* selbst nach tagelangem Regen nur die berindeten Stellen ihrer Unterseite benetzt werden, das eigentliche Mark aber nicht. Die Markhyphen werden allerdings durchfeuchtet, doch halten sie die Luft zwischen ihren Zweigen unter allen Umständen fest. Dasselbe gilt für das Mark von *Peltigera*, beziehungsweise von *Peltidea*. Auch hier steigt das Regenwasser nur durch das Venennetz in den Thallus empor, das dazwischen liegende Mark bleibt weiss, d. h. mit Luft erfüllt.

Die schönsten und merkwürdigsten Vorrichtungen zur Durchlüftung des Flechtenthallus treffen wir jedoch bei den Gattungen *Sticta*, *Stictina* und *Umbilicaria*. Hier geht nämlich

die physiologische Arbeitstheilung und morphologische Differenzirung so weit, dass besondere Durchlüftungsorgane gebildet werden, welche, meiner Ansicht nach, ganz gut mit den Spaltöffnungen der höheren Gewächse in eine Parallele gesetzt werden können. Bei *Sticta* und *Stictina* ist die untere Rinde, wie schon in einem früheren Capitel erläutert wurde, mit einem wasserleitenden Trichomfilz bekleidet. Nur an gewissen Stellen fehlen Haare und Rinde (oder letztere ist wenigstens sehr dünn und porös), und hier tritt das lufthältige Mark fast unmittelbar zu Tage. Die Grösse der unbehaarten Stellen schwankt zwischen den einzelnen Arten bedeutend, bei ein und derselben Species jedoch nur wenig. Bei manchen Arten bilden sie mehrere Centimeter grosse, unregelmässig begrenzte Flecke und nehmen oft den grösseren Theil der Thallusunterseite ein. Bei anderen Species dagegen bedecken sie nur wenige Quadratmillimeter und bilden entweder runde, scharf begrenzte Grübchen oder wärzchenartig vorspringende kurze Röhrchen. Dass dieselben in vielen Fällen durch Farbstoffe und Flechtensäuren in einer ganz ausgezeichneten Weise geschützt werden, wurde gleichfalls schon in einem früheren Capitel besprochen. Die älteren Lichenologen[1] haben diese Grübchen Brutbecher (Cyphellen) genannt und für Organe gehalten, aus denen Soredien entleert werden. Schwendener[2] hat jedoch nachgewiesen, dass die Cyphellen mit den Soredien in gar keinem Zusammenhange stehen.

Über ihre biologische Function spricht er sich in folgender Weise aus: »Welches nun aber die wahre Bedeutung der Cyphellen sei, lässt sich aus ihrer anatomischen Beschaffenheit nicht erkennen. Es ist möglich, dass sie als eine Art von Spaltöffnungen zu betrachten sind, durch welche die in dem Markgewebe enthaltene Luft mit der Atmosphäre in Verbindung gesetzt wird. Es ist auch ebenso gut möglich, dass sie für die Pflanzen keine weitere Bedeutung haben als die Löcher, welche

---

[1] Meyer, Die Entwicklung, Metamorphose und Fortpflanzung der Flechten. Göttingen, 1825, S. 148.

[2] Schwendener, Untersuchungen über den Flechtenthallus, 2. Theil, S. 41.

bei *Imbricaria terebrata* den ganzen Thallus und bei einigen höheren Pflanzen das Blattparenchym durchsetzen«.

Ich habe diese Stelle wörtlich citirt, weil sie für den damaligen Standpunkt der Wissenschaft (sie wurde nämlich 1862 geschrieben) charakteristisch ist und dann auch, weil sie dem Scharfsinn des genannten Forschers alle Ehre macht. Eine längere Versuchsreihe, die ich zu dem Zweck unternommen habe, um über die biologische Bedeutung der Cyphellen ins Klare zu kommen, hat nämlich ergeben, dass Schwendener mit seiner im Anfang des obigen Citates ausgesprochenen Vermuthung recht hatte, indem sich die Cyphellen thatsächlich als Durchlüftungsorgane bewährten. Durch dieselbe Versuchsreihe wurde aber auch festgestellt, dass auch den grossen, unbehaarten Flecken eine ganz ähnliche Function zukomme wie den Cyphellen. Was die Versuche selbst betrifft, so legte ich mir in jedem einzelnen Falle die Frage vor, ob die vorhandenen unbehaarten Flecke, beziehungsweise die Cyphellen wirklich für die Luft durchgängig seien und ferner, ob die Luft auch im nassen Thallus von den genannten Organen festgehalten werde. Deshalb wurden bei jeder Species zahlreiche Quer- und Flächenschnitte der fraglichen Organe trocken und unter Olivenöl auf ihre Lufthältigkeit geprüft. Sodann wurde der flachgepresste Thallus der bezüglichen Species stets so aufgehängt, dass seine ältesten Theile die tiefste Stelle einnahmen und zugleich eine Eosinlösung berührten. Endlich wurde auch der Thallus jeder untersuchten Species immer auf mehrere Stunden unter das Wasser getaucht.[1] Sämmtliche Versuche[2] lieferten nahezu dasselbe Resultat, nämlich 1. dass alle

[1] Bringt man einen solchen untergetauchten *Sticta*-Thallus unter den Recipienten einer Luftpumpe, so strömt die Luft aus den Cyphellen oft schon nach dem ersten Kolbenhube mit grosser Vehemenz heraus, zum Beweis, dass diese Organe dem Austritt der Luft aus dem Thallus den geringsten Widerstand entgegensetzen.

[2] Ich habe folgende Arten der Gattungen *Sticta* und *Stictina* bezüglich der Betheiligung der Cyphellen und unbehaarten Stellen an der Thallusdurchlüftung näher untersucht: *St. pulmonaria*, *St. scrobiculata*, *St. herbacea*, *St. amptissima* Scop., *St. Sylvatica* (L.) Nyl., *St. fuliginosa* (Dicks.) Nyl., *St. orygmaea* Nyl., *St. Freycinetii* Del., *St. nitida* Tay., *St. multifida* Laur.,

Cyphellen und haarlosen Flecke für die Luft durchgängig sind und die äussere Atmosphäre mit dem Marke in directe Verbindung setzen; 2. dass der auf der Unterseite aufsteigende Flüssigkeitsstrom weder die Cyphellen, noch die haarlosen Flecke berührt, sondern vielmehr ihnen ausweicht; 3. dass beide Organe selbst im untergetauchten Thallus vom Wasser nur schwer benetzt werden, und dass das Wasser niemals durch diese Theile in das Mark dringen kann, um die Luft aus denselben zu verdrängen.

Nächst *Sticta* sind auch viele Arten der Gattungen *Ricasolia* und *Nephroma (Nephromium)* von einem wasserleitenden Tomentum überzogen. Bei beiden Gattungen fehlen jedoch die Cyphellen oder die cyphellenartigen Flecke. Dafür ist der Thallusrand der Unterseite auf eine gewisse Breite haarlos und mit einer für die Luft leicht durchgängigen Rinde bedeckt. Dieser haarlose Rand scheint nun für die genannten Gattungen eine ähnliche Bedeutung zu besitzen wie die haarlosen Flecke bei *Sticta*. Der Thallus von *Umbilicaria* ist bekanntlich mit zahlreichen blasigen Auftreibungen bedeckt, welchen ebensoviele grubenförmige Vertiefungen auf der Unterseite entsprechen. Beide Thallusseiten sind mit einer dicken Rinde bekleidet, welche das Wasser mit nahezu gleicher Schnelligkeit fortleitet. Während jedoch auf der Oberseite die blasigen Auftreibungen mit derselben Rinde überzogen sind wie die dazwischen liegenden Vertiefungen, fehlt die Rinde in den Gruben der Unterseite ganz, oder besser gesagt, sie ist dort durch ein dichter gewebtes, aber für die Luft durchgängiges Markgeflecht ersetzt. Durch die Gruben kann daher die Luft der Markschichte mit der äusseren Atmosphäre direct communiciren. Sie functioniren daher gleich den Cyphellen als Luftlöcher oder Stigmen und haben gleich den Cyphellen zu ihrer Function auch noch eine ziemlich auffallende Form gewonnen. Doch werden sie vor den Angriffen kleiner Thiere nicht durch chemische Schutzmittel bewahrt, sondern durch mechanische.

St. aurata (Ach.), *St. fossulata* Duf., *St. flavissima* Müll., *St. disserta* Ach., *St. sinuosa* (Pers.) Nyl., *Laboria retigera* Ach.

Schliesslich möchte ich noch auf einen Umstand aufmerksam machen, welcher mit der stärkeren oder schwächeren Entwicklung des Markes in Beziehung zu stehen scheint.

Von den Phanerogamen weiss man nämlich, dass ein sonniger oder alpiner Standort die Entwicklung des Durchlüftungssystems wesentlich beeinflusst, welche Einflussnahme sich zunächst in der Vertheilung der Spaltöffnungen und durch grössere Ausbildung der Lufträume geltend macht. Auch bei den Flechten kommt Ähnliches vor, indem an sehr sonnigen Standorten oder in alpiner Lage die Entwicklung der Markschichte augenscheinlich gefördert wird. Als Beispiel der Förderung durch die sonnige Lage führe ich das *Chlorangium Jussuffii*,[1] für den alpinen Standort *Haematomma ventosum* und die dicken Placodien, Pertusarien und Ochrolechien an. Dass die alpine Lage und die damit verbundene stärkere Insolation auch die Dicke der oberen Rinde beeinflusst, ist schon in einem früheren Abschnitt erwähnt worden.

Der Leser dieses Capitels wird aus den zahlreichen Mitteln, welche zur Durchlüftung des Flechtenthallus dienen, den Schluss ziehen, dass die Flechten ein sehr grosses Athmungs-

---

[1] Der kugelige Thallus dieser Flechte zeigt auf seiner Oberseite tiefe Grübchen. Von der Basis dieser Grübchen, welche mit einer dünnen Rinde bekleidet sind, geht ein locker gewebter, lufthältiger Hyphenzug senkrecht zum Marke. Ich sehe in diesen Grübchen eine Einrichtung, welche direct darauf hinzielt, die Luft des Markes mit der äusseren Atmosphäre in Verbindung zu setzen, während die extreme verdickte Rinde die Transpiration so viel wie möglich verhindert.

Der aussergewöhnlich sonnige Standort der Flechte, im Vereine mit ihrer rollenden Lebensweise im Wüstensande, machen einerseits die bedeutende Entwicklung des Durchlüftungssystems, anderseits die erstaunliche Verdickung der Rinde verständlich.

Man könnte allerdings einwenden, dass die erwähnten Grübchen eigentlich jene Stellen bezeichnen, an welchen später die Apothecien und Pycniden hervorbrechen. Allein die in Rede stehende Varietät der *Lecanora esculenta* nämlich das *Chlorangium Jussufii* Lk. bildet in der Regel keine Apothecien und nur wenige Pycniden aus.

Auch könnte man ja mit demselben Recht das Umgekehrte behaupten, nämlich, dass die Primordien der Apothecien nur deshalb häufig in der Tiefe der Durchlüftungstrichter angelegt werden, weil sie hier in Bezug auf Licht, Luft und Feuchtigkeit am besten situirt sind.

und Transpirationsbedürfniss besitzen. Das ist auch thatsächlich so, und man kann sich auch über diese Thatsache nicht wundern, wenn man bedenkt, dass die Hauptmasse der Flechten aus Pilzsubstanz besteht und letztere sich in vielen Beziehungen der thierischen Substanz mehr nähert als der pflanzlichen.

Bisher wurde das Mark der Flechten als ein Durchlüftungsapparat par excellence behandelt. Es ist aber noch nicht die Frage aufgeworfen worden, ob das Mark der Flechten als der Ort bezeichnet werden soll, wo die Sauerstoffaufnahme vorzugsweise stattfindet, oder nur als ein Stapelplatz der Luft, als ein Luftreservoir. Da aber ein grosser Theil der Markhyphen des protoplasmatischen Inhaltes entbehrt und daher kaum mehr als lebend betrachtet werden kann, so scheint mir auch das ganze Mark als solches wenig dazu geeignet zu sein, die Oxydationsprocesse für den ganzen Thallus zu vermitteln. Es wird daher wohl nur die zweite Alternative angenommen werden können, nach welcher das Mark der Flechten nichts Anderes bedeutet als eine Art von Luftreservoir, welches am besten mit den grossen Luftkammern der Wasserpflanzen verglichen werden kann.

5. Das Ernährungs-, Speicherungs- und Excretionssystem der Flechten.

Über den wichtigsten Theil der Flechtenphysiologie, nämlich über die Ernährung, wissen wir nur wenig und dieses Wenige beruht mehr auf allgemeinen Reflexionen, als auf besonderen, exacten Beobachtungen.

Gewöhnlich stellt man sich die Ernährung der Flechten so vor, dass die Gonidien, als chlorophyllhältige Organismen, unter Intervention des Lichtes Kohlensäure aufnehmen und daraus Kohlenhydrate bereiten, welche auch dem zweiten Componenten der Flechte, nämlich dem Flechtenpilze zugute kommen. Die Alge deckt daher, wenigstens in den meisten Fällen, den Kohlenstoffbedarf der ganzen Flechte. Der Flechtenpilz dagegen versorgt die Alge mit dem nöthigen Betriebswasser und den in demselben aufgelösten Salzen. Insbesondere ist er zur Aufnahme stickstoffhältiger Verbindungen befähigt, und zwar nicht bloss von Ammoniakverbindungen und salpeter-

sauren Salzen, sondern nach Nägeli[1] auch der Amide und Amine. Ob die Flechtenpilze aber den freien Stickstoff aufzunehmen vermögen, wie dies in neuer Zeit von Frank[2] und Kosewitsch[3] für die Leguminosen nachgewiesen wurden, ist zweifelhaft.

Die Assimilation der Flechten ist von Jumelle[4] genauer untersucht worden. Da jedoch die Ergebnisse dieser Untersuchung schon wiederholt besprochen worden sind, so sollen hier nur einige Hauptsätze dieser wichtigen Arbeit kurz recapitulirt werden. Dieselben lauten: 1. Bei Tag überwiegt die Assimilation die Respiration. 2. Für die Flechten existirt bezüglich der Assimilation kein allgemeines Optimum[5] der Lichtintensität, doch wirkt im Allgemeinen Sonnenlicht günstiger, als diffuses Licht. 3. Den grösseren Laub- und Strauchflechten kann der Wassergehalt nicht ohne schwere Benachtheiligung der Assimilation ganz entzogen werden. Die Krustenflechten erwiesen sich in diesem Punkte resistenter. 4. Erstaunlich unabhängig ist die Assimilation der Flechten von der Temperatur, denn die Versuchsreihen zeigen, dass bei +35° C. die Kohlensäureaufnahme noch ganz energisch ist und erst bei +40° C. etwas sinkt. Aber auch +60° C. werden von den Flechten durch mehrere Stunden meist ganz gut vertragen, während nach Sachs bei Phanerogamen +50° C. durch 10 Minuten hinreichen, um die Pflanzen sicher zu tödten. Was die Kälte anbelangt, so wird selbst bei —40° C. von gewissen Flechten noch assimilirt.

---

[1] Nägeli, Ernährung der niederen Pilze. Sitzungsber. d. Münchener Akad. d. Wiss. 1879 u. botan. Mittheil. III, S. 395.

[2] Frank, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin (der ungebundene Stickstoff der Luft), S. 124. 1890.

[3] Kossewitsch. Durch welche Organe nehmen die Leguminosen freien Stickstoff auf? Bot. Zeitung 1892.

[4] Jumelle, Recherches physiologiques sur les Lichens, Rev. gen. de Bot. Vol. IV, 1892.

[5] Dagegen gibt es höchst wahrscheinlich ein solches Optimum der Lichtintensität bei jeder einzelnen Species. Für diese Annahme sprechen die bei ein und denselben Arten auftretenden Variationen in der Färbung und Dicke der Rinde, welche ich für ebenso viele Anpassungen an die Durchschnittsintensität halte.

Der von den grünen Gonidien aufgenommene Kohlenstoff wird von diesen zum Aufbau diverser Verbindungen, wie Cellulose (Gallerte), fetter Öle, Stärke, Zucker etc. verwendet, und man hat bisher angenommen, dass die Gonidien die Kohlenhydrate in hinreichender Menge erzeugen, um den Kohlenstoffbedarf der ganzen Flechte zu decken und dieselbe so bis zu einem gewissen Grade unabhängig von dem Substrate zu machen.

Die Richtigkeit dieser Annahme wurde durch Bonnier[1] erwiesen. Derselbe säete nämlich Flechtensporen auf lebende Algen in Pasteur'schen Flaschen so aus, dass jede andere Ernährungsquelle als die Nähralge und sterilisirte Luft vollkommen ausgeschlossen wurde. Nachdem diese Flaschen in den Pyrenäen in der Region des Nadelholzes ausgesetzt worden waren, erhielt er nach zwei Jahren nicht nur vollständige Flechtenanlagen, sondern auch Fructificationsorgane auf denselben. Auch die Untersuchung Stahl's[2] über die Ernährung von *Thelidium minutulum* durch die Hymenialgonidien von *Endocarpon pusillum* bestätigt die Richtigkeit des obigen Satzes, zeigt jedoch gleichzeitig, dass auch die Nähralge durch die Berührung mit dem Pilz nicht wenig in ihrem Gedeihen gefördert werde. Anderseits haben die im Brefeld'schen Laboratorium von Möller[3] durchgeführten Culturversuche mit Evidenz ergeben, dass die Flechtenpilze auch ohne Algen zur Thallusbildung, ja zur Conidienfructification gebracht werden können. Dass sich auch im Freien einige Flechten die Fähigkeit

---

[1] Bonnier, Cultur des Lichènes à l'air libre et dans de l'air privé de germes (B. S. B. France, T. 33, 1886, p. 546—548).

Bonnier, Recherches expérimentales sur la synthése des Lichens dans un milieu privé de germes. C. R. Paris, T. 203, 1886, séance du 15 novembre, p. 943--944.

[2] Stahl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. II. Über die Bedeutung der Hymenialgonidien, 1877.

[3] Möller A., Über die Cultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. Untersuch. d. bot. Inst. zu Münster 1887.

Möller, Über die sogenannten Spermatien der Ascomyceten. Botan. Zeitung 1888, S. 421—425.

Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mykologie. IX. Heft, 1891.

der rein saprophytischen Ernährung bewahrt haben, zeigen uns die Beobachtungen Frank's[1] über die Thallusbildung mehrerer Graphideen. Ich selbst möchte auf die zahlreichen Arten von *Catocarpus*, *Rhizocarpon*, *Buellia* und *Rhinodina* hinweisen, deren Prothallus sich auch ohne Algen jahrelang lebensfähig erhält, und ferner auf den Umstand aufmerksam machen, dass von manchen Flechten, wie z. B. von *Buellia parasema* und *Acolium tigillare*, Formen bekannt sind, deren Thallus und Fruchtkörper sich ganz ohne Algen entwickelt; es sind dies die Formae saprophilae der Lichenologen. Wir treffen dieselben, ausser bei den genannten zwei Flechten, auch noch bei mehreren Arten der Gattungen *Calycium*, *Lecidea*, *Arthonia* und *Thelecarpon*.

Die Dinge liegen also so, dass vielen Flechten die Fähigkeit einer rein saprophytischen Ernährungsweise wenigstens potentiell innewohnt. In einzelnen Fällen nimmt das Verhalten der Flechten gegenüber den Pflanzen ihrer nächsten Umgebung sogar einen nahezu parasitären Charakter an.

Mit Bezug auf die angeführten Thatsachen über die Möglichkeit einer rein saprophytischen Lebensweise einer grösseren Anzahl von Flechten möchte ich auf das Princip des Chemotropismus[2] nicht ganz verzichten, wenn ich erklären sollte, warum die eine Gruppe der Flechten Kalk, die andere Urgebirg, die dritte Baumrinden und andere einen lehmigen Boden als Unterlage bevorzugen. Trotz alledem gilt doch für die ungeheure Mehrheit der Flechten der Satz, dass die durch die Assimilation der Gonidien erzeugten Verbindungen genügen, um nicht nur diese selbst, sondern auch die Flechtenpilze mit Kohlenstoff zu versorgen. Es tritt nun die Frage an uns heran, wo und wie die Aufnahme der Kohlenhydrate durch den Flechtenpilz erfolge? Darauf kann man nur antworten, dass diese Aufnahme gewöhnlich durch diejenigen Hyphen, beziehungsweise Hyphenzellen erfolge, welche den Gonidien unmittelbar anliegen. In den meisten Fällen werden nämlich

---

[1] Frank, Über die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. II. Bd.

[2] Miyoshi, Über den Chemotropismus der Pilze. Leipzig 1894.

die einzelnen Gonidien innerhalb der Gonidienschichte von dünnwandigen Hyphenzweigen wie von Fingern umklammert. Seltener bilden die Hyphen hausterienartige Organe aus, welche die Intina der Algenzelle nur an einem einzigen Punkte berühren, wobei sie nicht selten knopfförmig anschwellen.

Dieser Vorgang findet gewöhnlich nur bei solchen Algenzellen statt, welche von dicken, geschichteten gallertigen Hüllmembranen umschlossen sind, wie z. B. bei *Chroococcus*, *Gloeocapsa (Xanthocapsa)* und *Gloeocystis*. In manchen Fällen, wie z. B. bei *Physma* und *Arnoldia* dringen die Hausterien direct in einzelne Algenzellen und ragen in das Innere derselben zapfenartig hinein. Die so angebohrten Algenprotoblasten gehen nicht gleich zu Grunde, sondern fallen einer Art von Hypertrophie anheim, sterben aber doch früher ab als die nicht befallenen, unverletzten Zellen des in Frage kommenden *Nostoc*. Bei den meisten Collemen verlaufen die Hyphen des Flechtenpilzes nur in den dicken gallertigen Hüllmembranen der Algen, ohne sich an diese selbst anzulegen. In einigen Fällen, wie z. B. bei *Heppia*, *Endocarpon* und einigen *Pannaria*-Arten liegen die Gonidien in den Intercellularräumen eines zarten Pseudoparenchyms. Es liegt auf der Hand, dass die unmittelbar an die Gonidien grenzenden Zellen dieses Parenchyms eine ähnliche Thätigkeit entfalten müssen, als wie die zarten Hyphenzweige, welche sonst die Gonidien umklammern.

Wie mannigfaltig übrigens auch immer das morphologische Detail beschaffen sein mag, welches sich auf die mehr oder minder innige Verknüpfung von Hyphen und Gonidien bezieht, so obliegt es immer den die Algenprotoblasten unmittelbar berührenden oder wenigstens den ihnen zunächst liegenden Hyphen, die Kohlenhydrate aufzunehmen und nach den Punkten des Verbrauches fortzuleiten. In welcher Form dieser Übertritt stattfindet, ob als Zucker oder als Fett, ist noch nicht ermittelt worden. Thatsache ist nur, dass die zur unmittelbaren Übernahme der Kohlenhydrate dienenden Hyphen gewöhnlich äusserst zarthäutig und daher für endosmotische Vorgänge besonders geeignet sind. Auch findet man dieselben niemals inhaltsleer, sie werden im Gegentheil immer von einem Protoplasma erfüllt, das allerdings, je nach dem momentanen

Stande der Flechte, bald glänzend, bald matt, bald homogen, bald feinkörnig, bald gleichmässig dicht, bald von zahlreichen Vacuolen durchsetzt erscheint. Der sonstige Inhalt dieser Hyphen, nämlich Zellkern und Nucleolus, Zellsaft etc. ist noch nicht näher untersucht worden. Doch lässt sich nicht verkennen, dass die Gonidienschichte (also die Algen sammt den sie umspinnenden Hyphen) wenigstens für die heteromeren Flechten von der allergrössten Wichtigkeit ist. Denn hier werden nicht nur die Kohlenhydrate erzeugt, übernommen und weitergeleitet, sondern es gehen von hier auch alle wichtigen Neubildungen aus. Aus der Gonidienschichte entspringen nämlich die Hyphen, welche die alternde Rinde entweder ganz ersetzen oder wenigstens immer wieder reconstruiren. Von der Gonidienschichte aus werden auch immer wieder neue Markhyphen gebildet, so dass die Dicke des Markes, trotz der allmäligen Wanderung der Gonidien nach abwärts, nicht nur nicht abnimmt, sondern häufig sogar zunimmt. In der Gonidienzone sammelt sich in einzelnen Hyphen Protoplasma und Fett an und gibt so die Veranlassung zur Entstehung der Primordialknäuel der Fructificationsorgane. In der Gonidienzone endlich geht auch der Athmungsprocess mit der grössten Lebhaftigkeit vor sich, und hier werden auch wahrscheinlich die einfachen Baustoffe, wie Wasser, Kohlenhydrate und Salze zu den complicirten Molekülen der Eiweisskörper zusammengesetzt. Da überdies die Gonidienschichte als derjenige Gewebsbestandtheil im Flechtenthallus bezeichnet werden muss, der am längsten lebendig bleibt, so wird man sich keiner Übertreibung schuldig machen, wenn man sie mit dem Cambium der höheren Gewächse vergleicht. Dieselben Hyphen aber, welche die Übernahme und Fortleitung der Kohlenhydrate, die Respiration und Synthese besorgen und sich an den complicirtesten Neubildungen betheiligen, eignen sich jedoch nur wenig zum Ansammeln und Aufstapeln eines eventuellen Überschusses der Nährstoffe. Dies besorgen vielmehr, wie die vergleichenden Untersuchungen lehrten, hauptsächlich die Markhyphen. Letztere sind nämlich häufig sehr verdickt und bilden dann gewissermassen eine Anhäufung oder besser gesagt einen Vorrath von Pilzcellulose. Oder sie sind dünnwandig und enthalten

eine grössere oder geringere Menge von Fett. Zu diesen dünnwandigen, fetthaltigen Markhyphen gehören auch die »Sphäroidzellen«. Von letzteren soll indessen erst später ausführlicher die Rede sein. Hier handelt es sich um die Frage, ob die Pilzcellulose, beziehungsweise das Lichenin, Isolichenin und das Fett der Markhyphen als Reservestoffe fungiren oder nicht? Ich möchte das erstere annehmen, und zwar aus zwei Gründen.

Erstens ist nämlich eine solche Verzehrung und Verflüssigung verdickter Zellhäute thatsächlich nachgewiesen worden, und zwar bei den Sklerotien und in manchen Fruchtkörpern der Pilze. Zweitens wandert bei vielen Krustenflechten die Gonidienschichte von oben nach unten, indem die oberen Thalluspartien allmälig absterben. Auf dieser Wanderung muss selbstverständlich die oberste Schichte des Markes gar bald erreicht und dann morphologisch umgestaltet werden, d. h. ihre Hyphen müssen, wenn sie dickhäutig sind, wieder dünnhäutig gemacht werden. Wir wissen übrigens nicht, ob dies geschieht, noch weniger, wie dies geschieht. Was den letzteren Punkt betrifft, so ist es wahrscheinlich, dass der Zellstoff der Häute für den Fall seiner Verwendung als Nährmaterial zuvor in einen anderen, löslichen Körper umgewandelt wird. Übrigens bestehen nicht alle Hyphenwände der Flechten — von incrustirenden Substanzen abgesehen — aus Pilzzellstoff, denn manche derselben färben sich wie die Stärke durch Jodlösung blau.[1]

Solche sich durch Jod bläuende Zellhäute findet man z. B. im Marke von *Bryopogon* und einigen *Alectoria*-Arten, aber nur zu gewissen Zeiten. Constant vorhanden sind sie bei *Cetraria islandica*, *Roccella tintoria*, *Sphaerophorus cotalloides* und, wie ich erst jüngst fand, auch bei *Acroscyphus sphaerophoroides*. Bei dem isländischen Moos liegen die sich durch Jod bläuenden Hyphen von der untersten Rinde bis zum obersten Mark, bei den übrigen färben sich ausschliesslich die Markhyphen blau. Die zahlreichen übrigen Färbungen der Hyphenmembranen, welche z. B. nach Behandlung mit Chlorkalk oder kaustischem

[1] Nach Zopf, Pilze p. 123 (Kohlehydrate), Breslau 1890. Derjenige Körper in den Zellmembranen der Flechtenhyphen, welcher sich durch Jodlösung direct blau färbt, ist nicht das Lichenin, wie gewöhnlich geglaubt wird, sondern das Isolichenin (Beilstein's Handbuch I).

Kali u. s. w. auftreten und die in neuerer Zeit sogar als Artenmerkmale vielfache Verwendung finden, dürften jedoch grösstentheils auf incrustirenden Substanzen beruhen. Nächst Cellulose wird von den Flechten am häufigsten Fett aufgestapelt, und zwar gewöhnlich in der Form eines fetten Öles, das meistens mit dem Plasma der Hyphen innig vermengt ist und demselben ein eigenthümlich glänzendes Aussehen gibt. Der Ort der Aufstapelung ist auch hier wieder das Mark. Zu diesem Ende sind die Zellen des Markes gewöhnlich tönnchenartig oder flaschenförmig angeschwollen. Bei einigen Kalkflechten schwellen sogar zu demselben Zwecke zahlreiche Zellen des Markes und der Rhizoiden zu kugeligen oder flaschenförmigen Gebilden an, welche den gewöhnlichen Durchmesser der Hyphen weit übertreffen und ziemlich auffallende Fettbehälter darstellen.

Dieselben sind zuerst von Steiner[1] aufgefunden, aber in einem anderen Sinne gedeutet worden. Ich selbst habe diese Organe als Reservestoffbehälter aufgefasst und für mehrere kalkbewohnende Krustenflechten beschrieben.[2] Seit dieser Zeit ist die Zahl der »Sphäroidzellen« besitzenden Krustenflechten durch Hulth[3] und Bachmann[4] noch vermehrt worden und beträgt jetzt 20.[5]

---

[1] Steiner, *Verrucaria calciseda, Petractis exanthematica.* Ein Beitrag zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung der Krustenflechten. Klagenfurt 1881.

Zur Zeit der Publication meiner Flechtenstudien war mir die oben citirte Arbeit Steiner's nicht bekannt, weshalb ich auch dieselbe nicht berücksichtigen konnte. Ich constatire hier übrigens ausdrücklich, dass die »Spheroidzellen« Steiner früher zu Gesichte kamen als mir.

[2] Zukal, Flechtenstudien, Denkschr. d. k. Akad. d. Wissensch. Bd. 48, St. 15, Wien 1884. — Zukal, Über das Vorkommen von Reservestoffbehältern bei Kalkflechten. Bot. Zeitung 1886, Nr. 45.

[3] Hulth, Über Reservestoffbehälter der Flechten. Vortrag gehalten in Botaniska Sektionen af Naturvetenskapliga Studentsällskapet i Upsala. Bot. Centralblatt Bd. 45, Nr. 7 u. 9.

[4] Bachmann, Der Thallus der Kalkflechten, Wissenschaftl. Beilage zu dem Programm der st. Realschule zu Plauen i. V. Ostern 1892, S. 7.

[5] Zu den von Bachmann angeführten 16 Flechten kommen nämlich noch hinzu: *Baeomyces roseus* Pers, *Sphyridium byssoides* (L.) Ph. Fr., *Catolechia pulchella* (Schrad) Th. Fr., *Sticta flavissima* Müll., *St. orygmaea* Nyl., *St. Freycinetii* Del., *St. faveolata* Del. var. *cervicornis* und mehrere andere noch unbestimmte Formen Australiens.

Da sämmtliche Arten, bei denen man bisher Sphäroidzellen auffand, Kalkbewohner sind, so war ich sehr erstaunt, als ich von befreundeter Seite[1] darauf aufmerksam gemacht wurde, dass auch bei einem Erdbewohner, nämlich bei *Baeomyces roseus,* dieselben Reservestoffbehälter vorkommen. Das ist auch thatsächlich so, und zwar entwickeln sich die Sphäroidzellen gewöhnlich in grösseren, kugeligen oder halbkugeligen Thalluswarzen, die sich schon makroskopisch von den gewöhnlichen Thalluskörnern der Kruste durch Färbung und Grösse unterscheiden.[2] Ich muss hinzufügen, dass ich die sphäroidzellentragende Thallusform von *Baeomyces roseus* besonders schön und häufig in hochalpiner Lage, z. B. auf dem Seekar der Radstädter Tauern beobachtet habe. Der Zufall führte mir später noch zwei andere erdbewohnende Flechten zu, nämlich *Sphyridium byssoides* (L.) Th. F. und *Catolechia pulchella*, welche gleichfalls durch prachtvoll entwickelte Sphäroidzellen ausgezeichnet sind. Auch im Basaltheil des Markes der ebenfalls erdbewohnenden *Biatora granulosa* fand ich eine dicke, kurzzellige, torulöse Hyphe, deren Zellen gleichfalls mit einem glänzenden, grünlich schimmernden Öl erfüllt waren. Ich hebe diesen Umstand hier hervor, weil ich im Rhizoidentheil und in der Randzone vieler Kalkflechten eine ganz ähnlich gebaute Hyphe angetroffen habe, aber gewöhnlich ganz inhaltsleer.

Bei *Baeomyces roseus* wurden die Sphäroidzellen von Zahlbruckner in Wien, bei den drei letztgenannten Flechten von mir aufgefunden.

Bei *Sticta flavissima* Müll. (Regensburger Flora 1883, p. 23 treten sie nur sehr vereinzelt in dem mächtig entwickelten Marke auf. Sie sind hier ungewöhnlich dickwandig und mit deutlichen Poren versehen (I Taf. II, 8). Ich fand diese vereinzelten Sphäroidzellen stets inhaltsleer und kann daher nicht dafür einstehen, dass sie zu Zeiten wirklich Fett führen.

[1] Ich verdanke diese Mittheilung der Freundlichkeit des Herrn Dr. Zahlbruckner in Wien.

[2] Diese Thalluswarzen von *Baeomyces roseus* (1. Abh., Taf. II, Fig. 4) sind schon den älteren Lichnologen aufgefallen. So beschreibt z. B. Küttling (Flora 1845, Nr. 27) dieselben ziemlich eingehend und sagt schliesslich folgendes: »Man könnte zu der Ansicht kommen, dass sie (nämlich die grossen Warzen) unentwickelte Apothecien darstellen. Allein man sieht, dass der *Baeomyces* aus dem Thallus hervorgehe.« »Ich kann daher in den Knötchen vor der Hand keine andere Bedeutung, als die eines höher entwickelten Thallus finden.«

Da mir auch schon häufig inhaltsleere Sphäroidzellen zu Gesicht gekommen sind, so vermuthe ich, dass zu den Zeiten des Bedarfes das fettreiche Protoplasma aus den an tiefster Stelle versteckten Reservestoffbehältern nach den Orten des Bedarfes auswandern. Man könnte auch die Frage aufwerfen, warum das Fett bei vielen Arten in den Hyphen des Markes auf eine ziemlich wenig auffallende Art deponirt werde, bei einigen anderen Species dagegen in der auffallenden Form der Sphäroidzellen? Darauf möchte ich antworten: Sphäroidzellen werden überall dort gebildet, wo das Fett in solcher Menge aufgestapelt werden soll, dass dasselbe in den gewöhnlichen und schwach ausgedehnten Zellen der Hyphen nicht mehr untergebracht werden kann. Dann müssen sich eben einzelne Zellen der Hyphen besonders vergrössern und in eigene Fettbehälter umwandeln. Übrigens kann man oft in ein und demselben Thallus alle Übergänge zwischen den tönnchen- oder fässchenförmig aufgetriebenen Zellen der Markhyphen und den eigentlichen Sphäroidzellen auffinden, wie z. B. in den Markhyphen von *Sticta flavissima* Müller. Ich glaube ferner hervorheben zu sollen, dass die Krustenflechten mit Sphäroidzellen hauptsächlich an solchen Standorten gefunden werden, wo Perioden des üppigsten Wachsthums mit Perioden grossen Mangels abwechseln. Solche Orte sind vor Allem die hochalpine Region, dann steile oder senkrechte Kalkfelsen der Hügel- und Bergregion, endlich die niedrige, sandige, sterile Heide. In den Hochalpen z. B. wirken Feuchtigkeit, Insolation und ein kräftig entwickeltes Durchlüftungssystem in der Regel zusammen, um während der kurzen Periode des alpinen Sommers das Wachsthum mächtig zu fördern. In der Hügel- und Bergregion bedingen für die Flechten der sterilen Kalkfelsen, an denen das Wasser leicht abfliesst, die länger andauernden Frühlings-, Herbst- und Winterregen ebensoviele Epochen des üppigen Wachsthums. Das Gleiche gilt für die sandige Heide, in welcher das Regenwasser versinkt wie durch ein Filter. In den Perioden reichlicher Durchfeuchtung und Belichtung werden Assimilation und Synthese so kräftig arbeiten, dass grosse Mengen von Nährmaterial in der Form von Fett zur Magazinirung gelangen können. Diese Aufstapelung

erfolgt aus biologischen Zweckmässigkeitsgründen gewöhnlich in den Zellen des Markes. Häufig reicht aber der Raum, den die Markzellen bieten, zur Aufnahme des massenhaft productiven Fettes nicht aus; dann kommt es eben zur Anlage und Entwicklung von Sphäroidzellen [1] oder wenigstens zur

---

[1] In jüngster Zeit hat Fünfstück (die Fettabscheidungen der Flechten, Beiträge z. wissensch. Botanik von Fünfstück, Bd. I, Stuttgart 1895) die Fettbildung bei den Kalkflechten einer sehr eingehenden Untersuchung unterzogen und ist zu dem interessanten Resultat gelangt, dass das Fett der Kalkflechten nicht als Reservestoff, sondern als ein Excret aufgefasst werden muss. Letzteres, nämlich das Excret, steht zu dem Substrat der Kalkflechten in einer ganz bestimmten Beziehung. Die Fettbildung unterbleibt nämlich in allen Fällen, sobald die Flechten auf einem von Carbonaten freien Substrat wachsen. Die Mächtigkeit der Gonidienschichte steht zur Fettproduction in einem umgekehrten Verhältnisse, d. h. je üppiger die Gonidienschichte, desto geringer die Fettbildung. Auch mit der Anlage, Ernährung und Ausbildung der Fruchtkörper hat die Fettproduction nichts zu thun, denn sie kann ebenso reichlich bei vollkommen sterilen, wie bei reich fructificirenden Individuen stattfinden. Das Fett der Kalkflechten ist auch nicht ein Assimilationsproduct der Gonidien, sondern ein Excret der Hyphen.

Letztere Behauptung hat Fünfstück durch einen Culturversuch zu beweisen gesucht. Von einem im Freien auf homogenen Dolomit vegetirenden *Verrucaria calciseda* wurden mit dem Meissel die Rindengonidien und ein Theil der Markschichte (soweit dieselbe Sphäroidzellen enthielt) abgespalten und nur der unterste Theil der Markschichte, welche nur septische Hyphen und niemals das typische Sphäroidzellgewebe enthielt, im Substrate zurückgelassen. Nach drei Jahren wurden dann die mit dem Meissel bearbeiteten Stellen untersucht und in 14 Fällen constatirt, dass sich der im Gestein zurückgelassene Rhizoidentheil der *Verrucaria* nicht nur ohne Gonidien weiterentwickelt, sondern es sogar bis zur Ausbildung eines typischen Sphäroidzellgewebes gebracht hat.

Dem gegenüber muss ich bemerken, dass sich sowohl vom rein theoretischen als auch vom Erfahrungsstandpunkte aus gegen die Möglichkeit der Fettproduction ausschliesslich durch die Hyphen nichts einwenden lasse, denn viele echte Pilze, wie z. B. *Dematium, Fumago,* die Mucorineen und die meisten Hymenomyceten, erzeugen das Fett massenhaft. Ich kann jedoch nicht finden, dass durch den von Fünfstück angestellten Culturversuch der Beweis für Fettproduction der Hyphen bei den Kalkflechten erbracht worden ist; denn die Art und Weise, wie dieser Versuch angestellt wurde, gibt uns gar keine Sicherheit, dass nicht von der Seite her, d. h. von einem noch unverletzten Stück *Verrucaria*-Thallus aus, die erwähnte Neubildung stattgefunden hat. Diese Annahme ist umso gerechtfertigter, je grösser die Unwahrscheinlichkeit ist, dass ein Flechtenpilz, der vielleicht ungezählte, Decennien mit einer bestimmten Alge in strengster Symbiose

tönnchenförmigen Ausweitung der Markzellen. Weitaus der grösste Theil der Flechten entwickelt aber selbst an den

---

gelebt hat, nun plötzlich, nachdem er seiner Rindengonidien und Sphäroidzellenschichte gewaltsam beraubt worden war, mit dem Reste seiner Hyphen als Saprophyt weiter lebe und neues Gewebe bilde.

Gegen die Annahme, dass das Fett der Kalkflechten den Charakter eines Reservestoffes besitze und ein Assimilationsproduct der Gonidien sei, führt Fünfstück an, dass gerade die epilithischen Kalkflechten mit dickem Thallus und stark entwickelter Gonidienschichte die spärlichste Fettabsonderung zeigen.

Darauf hin möchte ich antworten, dass alle Flechten, welche ihren Thallus in das Substrat verstecken, wie z. B. die hypophlöodischen und endolithischen Flechten, überhaupt nur einen sehr schwachen Thallus und daher auch nur eine dünne Gonidienschichte entwickeln. Es hängt dies höchst wahrscheinlich einerseits mit dem Schutz der Lage, anderseits mit dem Gesetz der Ökonomie des Wachsthums zusammen, welches die Thallusmassen nur so weit anwachsen lässt, als zum Gedeihen des ganzen Flechtenpilzes unbedingt nothwendig ist. Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht der Culturversuch Möllers, der bekanntlich den Thallus von *Graphis scripta* ohne Gonidien auf sterilisirten Sägespähnen erzog. Dieser Thallus zeigte eine deutliche Differenzierung von Rinde und Mark. In der freien Natur aber wird der Thallus dieser Flechte unter das Periderm der Bäume versteckt und er geniesst so den Schutz der Lage. Sofort tritt das Gesetz der Ökonomie des Wachsthums in Thätigkeit, denn die nun entbehrlich gewordene Rinde wird ganz reducirt und der ganze Thallus auf einen lockeren, myceliaren Stand gebracht. Trotzdem steht es fest, dass die Urgebirgsflechten im Allgemeinen einen dickeren Thallus besitzen, als die Kalkflechten.

Die Dicke des Thallus, insbesondere des Thallus der Krustenflechten hängt aber hauptsächlich von der Mächtigkeit der Markschichte ab und letztere wird gewöhnlich von stark verdickten Hyphen gebildet. Die Cellulose der Markhyphen functionirt aber bei der Wanderung der Thallusschichten von oben nach unten höchst wahrscheinlich als Reservestoff, der umso reichlicher entwickelt wird, je wasserarmer und steriler der Standort ist. Die Sache liegt also so, dass die Urgebirgs- und Holzflechten in der Regel Cellulose, die Kalkflechten dagegen Fett aufhäufen. Manche epilithische Kalkflechten und ein Theil der Erdflechten verhalten sich wie die Urgebirgsflechten. Dennoch scheint der Kalk zu der Fettproduction in einer gewissen Beziehung zu stehen, obschon diese Beziehung kein directe zu sein braucht. Dies zwingt uns aber keineswegs zu der Annahme, dass die Hyphen das Fett produciren müssen. Denn es wäre immerhin möglich, dass die Gonidien, wenn sie auch nur in einer dünnen Schichte vorhanden sind, unter dem Einflusse des Lichtes Kohlenhydrate produciren, dieselben dann an die Hyphen abgeben, welche sie weiter leiten, in Fett umwandeln und an geeigneten Orten

sterilsten Orten kein Fett; er häuft aber zu den Zeiten des Überflusses dennoch Reservematerial auf, und zwar in der Form von Cellulose, indem er die Wände seiner Markzellen ganz ausserordentlich verdickt. Ob ausser über Cellulose, Lichenin und Fett die Flechten noch über andere Reservestoffe verfügen, ist derzeit noch unbekannt.

Protoplasma, Glycogen und dergleichen sammeln sich im Flechtenthallus nur an gewissen Orten an, nämlich in den Archicarpien, Ascogonen und ascogonen Hyphen. Da die Bedeutung dieser Organe bereits an einem anderen Orte eingehend gewürdigt worden ist, so möchte ich hier nur auf ihre physiologische Leistung aufmerksam machen. Diese besteht darin, dass dieselben nicht nur die Sammelstellen für plastische Stoffe, sondern gewissermassen auch die Gefässe darstellen, aus welchen die Proteïnkörper etc. nach den Orten des Verbrauches, z. B. in die Asci geleitet werden. In dieser Beziehung erinnern sie bis zu einem gewissen Grade an die Siebröhren der höheren Gewächse.

Die Protoplasmaspeicher (ascogonen Hyphen und dergl.) gehen aus gewöhnlichen vegetativen Hyphen hervor und

---

aufstapeln. Die Thatsache, dass das Fett gewöhnlich weit weg von den Gonidien in den untersten Theilen des Thallus angetroffen wird, kann biologisch auch so gedeutet werden, dass es dort deponirt wird, wo es vor den Angriffen der Thiere am sichersten ist. Die Kalkflechten verstecken eben ihren Sparpfennig in den tiefsten Nischen ihrer Keller. Selbst die Thatsache, dass die Fettbildung bei den Kalkflechten zu dem Substrate in irgend einer Beziehung stehe, so wahrscheinlich auch dies an und für sich ist, steht noch nicht absolut fest. Denn wir treffen dieselbe Fettbildung auch bei einigen Erd- und Rindenflechten. Zahlbruckner fand nämlich die Sphäroidzellen bei *Baeomyces roseus*, ich selbst bei *Sphyridium fungiforme*, *Catolechia pulchella*, *Biatora granulosa*, *Sticta flavissima* und anderen, und ich bin überzeugt, dass eine genauere Untersuchung der Erd- und Rindenflechten diese Zahl beträchtlich vermehren wird. Es ist indessen auch bei den eben genannten Flechten eine Beziehung zu den Carbonaten, beziehungsweise zur Kohlensäure keineswegs ausgeschlossen, doch wird dieselbe erst nachgewiesen werden müssen.

Alles in Allem möchte ich daher mein Urtheil dahin formuliren, dass trotz der interessanten und grossen Arbeit von Fünfstück das letzte Wort über die Fettproduction der Flechten noch nicht gesprochen worden ist, und zwar weder in Bezug auf die physiologische Bedeutung des Fettes, noch bezüglich der Frage, wer der eigentliche Fettproducent im Flechtenthallus sei, die Hyphe oder die Gonidie?

können auch nach Krabbe[1] wieder in vegetative Hyphen übergehen, ohne dass es zur Anlage von Fruchtkörpern kommt.

Noch mächtiger als das Speicherungssystem ist bei den Flechten das Excretionssystem entwickelt. Doch besitzen die Flechten keine specifischen Excretionsorgane, sondern sie scheiden die Auswurfsstoffe des Stoffwechsels entweder in die Haut oder auf die Aussenseiten der Membranen ab. Als Auswurfsstoffe betrachte ich aber den oxalsauren Kalk,[2] die Eisenverbindungen, die Flechtensäuren und Farbstoffe, die Harzsäuren, Harze, aromatische Körper und Bitterstoffe. Die biologische Bedeutung dieser Körper, als chemische Schutzmittel, ist bereits in einem anderen Capitel näher erörtert worden. Hier will ich nur darauf hinweisen, dass die Rinde als die ursprüngliche Ablagerungsstätte der Auswurfsstoffe anzusehen ist. Nur unter besonderen Umständen, wenn z. B. eine Flechte an einem sehr sterilen Orte lebt, wo der Kampf ums Dasein auf das heftigste entbrennt und die betreffende Flechte in Gefahr kommt, auch von kleineren Säugethieren angegriffen zu werden, wird der oxalsaure Kalk und die Flechtensäure auch im Inneren des Thallus und in der Markschichte abgeschieden, offenbar zu dem Zweck, sie durch und durch ungeniessbar zu machen. *Chlorangium Jussuffii*, *Cladonia sanguinea*, *Solorina crocea* und *Haematomma ventosum* liefern zu dem Gesagten treffliche Beispiele.

6. Die Flechten vom mechanischen Standpunkt aus betrachtet.

Der Entdecker des mechanischen Gewebes der Pflanzen, nämlich Schwendener,[3] hat bereits darauf aufmerksam

[1] Krabbe, Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Cladonien. Leipzig 1895.

[2] Wehmer, Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel einiger Pilze. Bot. Zeitg., 49. Jahrg. 619.

Giessler, Die Localisation der Oxalsäure in der Pflanze. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. XXVII. Bd. Neue Folge, Bd. 20, 1893.

[3] Schwendener, Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotyledonen. Leipzig 1874. — Derselbe, Zur Lehre von der Festigkeit der Gewächse. Abhandl. der k. Akad. d. W. Berlin. — Haberlandt, Die Entwicklungsgeschichte des mechanischen Gewebssystems der Pflanzen.

gemacht, dass auch bei den Zellenkryptogamen, obwohl specifisch mechanische Zellen fehlen, nichtsdestoweniger die Herrschaft des mechanischen Principes recht deutlich hervortrete. Bei den Flechten ist letzteres allerdings nur an den höheren Formen bemerklich, denn bei den an ihrer Unterlage angeschmiegten Krustenflechten kommen vom mechanischen Standpunkte aus höchstens die Befestigungsmittel derselben an die Unterlage in Betracht. Um vieles deutlicher sind die mechanischen Einrichtungen bei den strauchartigen Flechten, insbesondere bei jenen Arten, welche an sehr exponirten Stellen wachsen, wie z. B. bei den Bartflechten der Wettertannen und Lärchen unserer Hochgebirge oder bei den *Ramalina*-Formen unserer sturmgepeitschten Felsklippen.

Betreten wir nach einem heftigen Gewittersturme einen Hochwald, so finden wir den Boden desselben nicht selten von einer erstaunlichen Menge von Flechten bedeckt, die der Sturm von den Bäumen gerissen hat. Es sind dies lauter Individuen die der enormen Stosskraft der mit grosser Geschwindigkeit dahineilenden Lufttheilchen nur einen ungenügenden Widerstand entgegensetzten konnten.

Von den zahlreichen Formen dagegen, welche der Gewalt des Sturmes erfolgreich Trotz geboten haben, werden wir selbstverständlich das Gegentheil annehmen müssen.

Wenn wir den Thallus der strauchartigen Flechten etwas näher untersuchen, so finden wir im Allgemeinen Arten mit cylindrischem oder bandförmigem Querschnitte, deren festere und widerstandsfähigere Theile durchwegs von der mechanisch neutralen Zone möglichst weit abstehen, also gegen die Peripherie des Thallus zu liegen. Dabei sind diese festen Theile, welche immer durch ein Hyphengewebe gebildet werden, entweder biegsam und elastisch oder durch ein Füllgewebe ausgesteift, kurz so beschaffen, dass ein Einknicken nicht so leicht zu Stande kommen kann. Dabei sehen wir die Regel eingehalten, dass bei den cylindrischen Formen der Thallus an der Basis am dicksten ist und sich gegen die Spitze zu allmählig conisch verjüngt, während die bandartigen Formen in der Richtung von der Basis nach dem Thallusende zu von ähnlichen Curven begrenzt werden, wie z. B. die Gras-

blätter. Endlich beträgt auch die Dicke des mechanisch widerstandsfähigen Thallusgewebes wenigstens $^1/_6$—$^1/_7$ des ganzen Querschnittsdurchmessers, meistens aber sogar $^1/_5$—$^1/_3$, weil die Festigkeit der Pilzzellen im Allgemeinen beträchtlich geringer ist, als die Bast- oder Libriforenzellen der höheren Gewächse.

In Bezug auf die Festigkeit und den mit letzteren in directer Beziehung stehenden morphologischen Aufbau kann man die Strauchflechten in zwei Gruppen theilen. In der ersten Gruppe stehen jene Arten, bei denen alle widerstandsfähigen Hyphenelemente gegen die Peripherien gedrängt sind und hier eine Art von mechanischen Mantel bilden. Dieser Mantel vereinigt stets die Biegungsfestigkeit mit der Zugfestigkeit. Hierher gehören die Arten der Gattungen: *Bryopogon*, *Alectoria*, *Dufourea*, *Evernia*, *Thamnolia*, *Cladonia* (Podolien), *Stereocaulon* etc.

In der zweiten Gruppe kommt es neben der Ausbildung eines widerstandsfähigen, peripherischen Ringes noch zur Entwicklung eines centralen, axilen Stranges. Hier differenzirt sich also aus den Thallusgeweben neben dem hauptsächlich der Biegungsfähigkeit dienenden mechanischen Mantel noch ein anderer Thallustheil heraus, welcher speciell auf die Zugfestigkeit berechnet ist. Hierher gehört die artenreiche, cosmopolitische Gattung *Usnea*, ferner *Neuropogon* und theilweise auch *Evernia*.

Bei *Usnea* (Abh. 1, Taf. II, 2) besteht die Rindenschichte, welche zugleich den mechanischen Mantel darstellt, aus sehr verdickten Hyphen, die in allen möglichen Richtungen so durcheinander geflochten sind, dass in den älteren Thallustheilen der Rindenquerschnitt dasselbe Aussehen hat, wie der Rindenlängsschnitt. Intercellulargänge existiren zwischen den einzelnen Hyphen nicht, es erscheinen vielmehr die Grenzlinien zwischen den einzelnen Hyphen nahezu verwischt, weshalb sich auch die Lumina der Hyphenzellen wie Höhlungen in einer homogenen Masse ausnehmen.

In den älteren Rindentheilen führen die Rindenzellen Luft, können also nicht mehr als lebend betrachtet werden. Die Dicke der Rinde, beziehungsweise sämmtlicher Rindenschichten wechselt je nach Species und Thallushöhe ausserordentlich.

In mittlerer Thallushöhe dürfte sie durchschnittlich etwa $^1/_5$ des ganzen Querschnittes betragen. Gegen den Befestigungspunkt zu wird sie relativ dünner und kann bei manchen Formen ganz abgestossen werden. Da die Rinde von *Usnea* aus sehr verdickten und bei manchen tropischen Arten auch aus hornartigen Hyphen aufgebaut ist, und da auch die Gesammtdicke der Rinde, vom mechanischen Standpunkte aus betrachtet, im richtigen Verhältnisse zum ganzen Querschnitt steht, so würde die *Usnea*-Rinde zu sehr bedeutenden Leistungen in Bezug auf Biegungsfestigkeit befähigt sein, wenn sie nicht, wenigstens im trockenen Zustande, zu spröde wäre. Von dieser Sprödigkeit kann man sich leicht überzeugen, wenn man einen trockenen *Usnea*-Faden zwischen zwei Fingern rasch hin- und herbewegt. Es springen dann Rinde, Mark- und Gonidienschichte in der Regel ab und es bleibt nur der zähe Centralstrang übrig. Diese Sprödigkeit ist auch die Ursache, dass man in der freien Natur fast nie ein grösseres *Usnea*-Exemplar mit vollkommen unverletzter Rinde findet. Fast immer zeigt dasselbe an zahlreichen Stellen ringförmige Sprünge, welche parallel zu einander liegen und senkrecht zur Längsachse orientirt sind. Da diese Sprünge in der Regel bis zur Markschichte — dem Luftgewebe — reichen, so wirken diese auf den ganzen Thallus wie ebenso viele Ventilatoren. Im Allgemeinen erhält man den Eindruck, dass *Usnea* in Bezug auf die Biegungsfestigkeit nicht besonders gut construirt ist. Deshalb ist auch Schwendener der Meinung, dass die Hängeformen der *Usnea* die ursprünglichen und die aufrechten, strauchartigen Varietäten und Arten die abgeleiteten sind.[1] In der That zeigen auch letztere eine ungewöhnliche Dicke der Rinde, die bis $^1/_3$ des Querschnittsdurchmessers erreichen kann.[2]

---

[1] In dem eben citirten Werke (Schlusscapitel). Das mechanische Princip.

[2] Ob eine strauchförmig wachsende Flechte die aufrechte oder hängende Wuchsform annimmt, hängt wahrscheinlich von der Widerstandsfähigkeit derselben gegen die Schwerkraft ab. Doch fehlen über diesen Punkt noch die ersten Versuche. Es ist jedoch ohne weiteres klar und auch von Schwendener hervorgehoben worden, dass sich die Hängeformen hauptsächlich der Zugfestigkeit, die aufrechten Formen dagegen besonders der Biegungsfestigkeit anpassen müssen.

Wenn die Gurtungen der *Usnea* wegen ihrer Sprödigkeit als nicht besonders zuverlässig bezeichnet werden müssen, so steht es dafür mit den Einrichtungen gegen die Wirkungen des Zuges umso besser. Ich ziele mit dem Gesagten selbstverständlich auf den Centralstrang. Derselbe besteht im Grossen und Ganzen aus dicht aneinandergelagerten, parallelen und relativ dünnwandigen Hyphen, von vorherrschend longitudinalem Verlauf. In ihrer Gesammtheit bilden diese Hyphen einen soliden Cylinder, der von den übrigen Geweben durch die Markschichte getrennt wird und in seinen älteren Parthien aus abgestorbenen Elementen zusammengesetzt ist. Nichtsdestoweniger zeichnet sich dieser Cylinder (Medullarstrang) durch eine bedeutende Zähigkeit, verbunden mit einer relativ grossen Festigkeit aus. So trug z. B. der Medullarstrang von *Usnea longissima* bei einem Querschnitte von ungefähr 300 μ im Helbmesser etwas über 300 *g* innerhalb der Elasticitätsgrenze; ein anderer von *U. ceratina* aus Chile bei einem Querschnitte von 430 μ Halbmesser sogar 500 *g*.[1]

Es muss hier hervorgehoben werden, dass der Centralstrang von *Usnea* und einigen verwandten Formen das einzige mir bekannte Beispiel eines specifisch mechanischen Gewebes bei Flechten gibt. Eine genaue Untersuchung hat mir nämlich die Überzeugung gebracht, dass der Centralstrang weder der Wasserzufuhr, noch der Durchlüftung dient, dass er aber ebensowenig als Speicher für Reservestoffe angesehen werden kann.

Er dient vielmehr einzig und allein mechanischen Zwecken, indem er dem bartartig herabhängenden langen Thallus gegen den Zug der Stürme die nöthige Festigkeit verleiht. Es entspricht auch ganz den theoretischen Anforderungen, welche man an ein zugfest gebautes Organ stellen kann, dass der Centralstrang in der Richtung nach der Thallusbasis hin immer dicker und zäher wird. Schliesslich löst er sich in eine grössere Anzahl von Rhizoiden und Haftfasern auf, welche tief in das

---

[1] Nach Haberlandt's Physiologischer Pflanzenanatomie p. 106 trägt der Markstrang von *Usnea* 1·7 *kg* per Quadratmillimeter-Querschnitt. Nach meinen Versuchen erhalte ich, wenn ich auf 1 mm^2 reducire, das einemal 1057 *g*, für *U. ceratina* gar nur 861 *g*, also etwas weniger, als der oben genannte Forscher.

Substrat eindringen und dabei so zugfest sind, dass ein ungewöhnlich starker Sturm wohl den Thallus selbst zu zerreissen vermag, aber niemals im Stande ist, denselben unversehrt mit allen seinen Haftfasern vom Substrate abzulösen.[1]

An *Usnea* schliesst sich die Gattung *Neuropon* an, welche aber nahezu denselben Bau zeigt, wie die ersten. Man könnte höchstens sagen, dass die Hyphen des centralen Stranges

[1] Bei dem cosmopolitischen Charakter von *Usnea* und bei ihrer Verbreitung fast über die ganze Erde, ist das Auftreten zahlreicher Varietäten und Arten beinahe selbstverständlich. Minder bekannt ist es, dass auch im anatomischen Bau oft ganz erhebliche Abweichungen von dem allgemeinen Typus zu Tage treten. So wird z. B. bei *Usnea longissima* und verwandten Formen von dem älteren Thallus die Rinde sammt der Gonidienschichte auf eine weite Strecke (vom Anheftungspunkt an gerechnet) ganz abgeworfen. Der Hauptstamm besteht dann fast nur aus dem mehr oder minder eckigen Medullarstrange, der an seiner Aussenseite mit einigen krausen Hyphen und einzelnen Gonidiennestern besetzt sein kann.

Bei sehr grossen und alten Exemplaren kann es sogar vorkommen, dass der Centralstrang hohl wird und in diese Höhlung krause Hyphen nach allen Richtungen hineinwachsen. Ein Querschnitt durch solch einen alten *Usnea*-Stamm gleicht dann eher dem von *Stercocaulon* als dem einer *Usnea*.

Die Entstehung der Varietät »*articulata*« beruht wahrscheinlich auf den oben erwähnten parallelen Sprüngen, welche in gewissen Abständen ringartig die Rinde durchsetzen. Wenn dann einige Zeit nach der Entstehung der Sprünge das Wachsthum der Rinden- und Gonidienschichte namentlich in tangentialer Richtung durch irgend eine Ursache angeregt wird, so entstehen zwischen je zwei Sprüngen fässchenartige Auftreibungen des Thallus, weil gegen die beiden Sprünge zu das Wachsthum allmählig gehemmt wird und in den Rissen selbst ganz erlischt oder höchstens zu einer Art Narbenbildung führt. Die Ursachen dieser Hemmung können mancherlei Art sein, sollen aber hier nicht näher discutirt werden.

Unter gewissen Ernährungsbedingungen scheint im *Usnea*-Thallus das Bedürfniss nach der räumlichen Vergrösserung der assimilirenden Fläche einzutreten, welcher Vergrösserung dann auch die Rinde alsbald folgt. In diesem Falle bedeckt sich der Thallus mit mannigfaltigen Ausstülpungen von theils warzenförmiger theils flügelförmiger Form. Auf diese Weise dürfte die Varietät »*angulata*« zu Stande kommen. Grosse Feuchtigkeit, verbunden mit einer minder günstigen Lichtintensität, scheinen die Flechte zu einer überreichen Zweigbildung zu veranlassen, der Fruchtbildung dagegen hinderlich zu sein.

Wenigstens traf ich die soredialen Formen und die Varietät »*hirta*« meistens an sehr feuchten und etwas düsteren Orten.

Die entgegengesetzten Einflüsse dürften dagegen zu ganz astlosen Formen, zur Varietät »*intestinaeformis*« führen.

weniger die parallele Richtung einhalten und dass häufiger Hohlräume im Innern desselben auftreten. Auch kann man in der Rinde leicht zwei Schichten nachweisen, von denen die äussere aus parallelen, senkrecht zur Fadenachse verlaufenden, die innere aus wirr durcheinander geflochtenen Hyphen besteht. In Bezug auf das mechanische Moment zeigen beide Gattungen jedoch keine Unterschiede.

Auch die *Evernia vulpina*, welche bei uns nur im Hochgebirge an sehr exponirten Stellen wächst, zeigt einen ähnlichen Bau, aber nur in den untersten Thalluspartien, in der Nähe des Anhaftungspunktes. In den oberen Thallustheilen löst sich dagegen der Centralstrang in mehrere dünne Stränge auf. Dieses Factum ist insoferne interessant, weil es die Beziehung des centralen Stranges zur Zugfestigkeit in das hellste Licht setzt. Denken wir uns nämlich die Flechte an ihrem Standorte im Kampfe mit den wechselnden Winden, so ist es klar, dass die Kraft, welche sie von ihrer Unterlage abzureissen sucht, in demselben Verhältnisse grösser wird, als man sich von den Thallusspitzen dem gemeinschaftlichen Anhaftungspunkte nähert. In den untersten Thallustheilen herrscht also auch die grösste Gefahr des Zerrissenwerdens, dort ist aber auch der stärkste Widerstand organisirt worden in der Form eines mächtigen, zähen, centralen Gewebestranges.[1]

Eine abgesonderte Betrachtung verdient auch die *Evernia divaricata*, weil sie uns über den Weg belehrt, den die einzelnen Formen zurücklegen mussten, um zur Differenzirung eines centralen, mechanischen Stranges zu gelangen. Diese *Evernia* gehört nämlich mit den Arten von *Usnea*, *Bryopogon*, *Cornicularia* etc. zu jenen Flechten, deren Hyphen ursprünglich einen parallelen, longitudinalen Verlauf nehmen, wie aus dem Bau der Thallusspitzen erhellt. Man kann sich nun den Thallus dieser Flechten, ohne den Thatsachen den geringsten Zwang anzuthun, aus einem in Strängen wachsenden Ascomycetenmycel entstanden denken, welches zwischen den Hyphen der

---

[1] Ein ähnlicher Centralstrang an der Basis des strauchförmigen Thallus dürfte übrigens noch bei mancher ausländischen *Physcia, Evernia und Tornabenia* aufgefunden werden.

Stränge *Pleurococcus* aufgenommen hat. Letzterer Umstand hat dann weiter zu einer grösseren Verdichtung der Stränge durch lebhafteres Wachsthum der Mycelfäden und schliesslich zur Ausbildung einer äusseren Rinde geführt, während die inneren Hyphen der Stränge durch tangentiale und radiale Wachsthumsvorgänge immer mehr gelockert und zu einem luftführenden Mark umgewandelt wurden. Unter dem Einfluss der Zugkräfte kam es namentlich bei den hängenden Formen zu einer weiteren Differenzirung des Markes in ein hauptsächlich luftführendes Gewebe und in einen centralen Strang von ausschliesslich mechanischer Leistung, wie z. B. bei *Usnea*. Bei *Evernia divaricata* ist nun die Differenzirung der inneren Hyphenlagen in ein luftführendes und in ein mechanisches Gewebe noch nicht so weit gediehen, wie bei *Usnea*, aber bereits deutlich angedeutet, indem das sogenannte Mark aus einem locker gewebten und aus vorzüglich longitudinal verlaufenden Hyphen gebildeten Strang besteht. Wegen dieser noch mangelhaften Anpassung an die Zugkräfte des Windes kann sich auch die *E. divaricata* an besonders stürmischen Punkten nicht behaupten, und selbst im dichten Hochwalde, den sie mit Vorliebe bewohnt, wird sie von starken Gewitterstürmen zu Hunderten von den Bäumen gerissen, und dann auf dem stark beschatteten Nadelboden rettungslos dem Verderben preisgegeben.

Eine gewisse Mittelstellung zwischen den vorwiegend zugfest und biegungsfest gebauten Flechten nehmen die Arten der Gattung *Ramalina*[1] ein, obgleich auch bei ihr die Rücksicht auf die Zugfestigkeit bedeutend vorwaltet. Der Thallus lässt sich auch bei dieser Gattung auf ein, in dichten Strängen wachsendes Mycel zurückführen, dessen Hyphen einen vorwiegend longitudinalen Verlauf zeigen. Nur ist der Querschnitt der einzelnen Stränge (Thallusstämmchen) nicht kreisrund, sondern bandartig. Das Convivium mit den Algen hat hier ebenfalls zur Verdichtung der Hyphen in den Strängen und

---

[1] Über den Bau der *Ramalina*-Thallus siehe auch Stizenberger, Bemerkungen zu den *Ramalina*-Arten Europas, und Schwendener's Untersuchungen über den Flechtenthallus.

Nylander, Monogr. Ramal. 1870.

zur Ausbildung einer besonders differenzirten Rinde geführt, oder mit anderen Worten, es hat die Ausbildung eines bandförmigen, verzweigten Stromas begünstigt. Die eigentliche Rinde bleibt bei den Arten dieser Gattung relativ zart und hat offenbar nur eine sehr untergeordnete mechanische Bedeutung. Die mechanische Leistung, und zwar hauptsächlich gegen den Zug, wird vielmehr ausschliesslich von gewissen Strängen des Markes übernommen.

Zur Erreichung dieses Zweckes wird im Laufe der individuellen Entwicklung das primäre Mark in zwei verschiedene Theile differenzirt, nämlich in ein luftführendes Gewebe und in mehrere Stränge von vorzüglich mechanischer Leistungsfähigkeit. Die erwähnten Markstränge sind von sehr ungleicher Zahl und Dicke und verschmelzen häufig sowohl unter einander, als auch mit der Rinde. Letzterer Vorgang ist begreiflich, wenn man bedenkt, dass die *Ramalina*-Arten, wenigstens in ihrer Jugend, einen aufrechten Wuchs zeigen. In Folge dieses Umstandes müssen die einzelnen Thalluszweige nicht zugfest, sondern auch biegungsfest construirt sein. Nach den Anforderungen der Biegungsfestigkeit sollen die widerstandsfähigen Thalluselemente möglichst nahe an die Peripherie rücken, nach den Forderungen der Zugfestigkeit dagegen mehr nach der Thallusaxe zu. Nun geschieht in den oberen Thallustheilen thatsächlich das erstere, in den unteren Thalluspartien dagegen, wo die Zugkräfte am intensivsten wirken, das letztere. Hier übertrifft übrigens auch die Dicke der Stränge bei weitem jene der jüngeren Thallusregionen, wie ein Blick auf zwei Querschnitte aus verschiedener Thallushöhe sofort deutlich macht. In der Nähe des Befestigungspunktes ist auch die Tragkraft des Ramalinenthallus sehr bedeutend. So trug z. B. ein Thallusstück von *Ramalina decipiens* Müll.[1] 2 *cm* über dem Befestigungspunkt 1·5 *kg* bei einem mittleren Querschnitte von höchstens 1 mm^2 — soviel beträgt nämlich die Summe der Strangquerschnitte (Abh. 1, Taf. II, 3).

---

[1] Das Exemplar stammt aus der Sammlung des pflanzenphysiologischen Institutes zu Wien und wurde von Herrn Dr. Oskar Simony von den Azoren mitgebracht.

Man könnte nun die Frage aufwerfen, wie es denn komme, dass bei so verwandten Gattungen wie *Usnea* und *Ramalina*, welche sich beide auf strangartig wachsende Ascomyceten-mycelien zurückführen lassen, unter dem Einflusse derselben mechanischen Kräfte, das einemal ein einziger Centralstrang, das anderemal mehrere, isolirte Stränge gebildet werden? Die Ursache dieser Verschiedenheit liegt wahrscheinlich schon in den Mycelien der bezüglichen Ascomyceten. Bei *Usnea* war nämlich der Querschnitt der primären Mycelstränge schon von allem Anfang an kreisförmig, und die Stränge selbst zeigten die Neigung, dem Einfluss der Schwere zu folgen, d. h. hängende Wuchsformen zu bilden. Hier konnte also der Einfluss der Zugkräfte gewissermassen in voller Reinheit zur Geltung kommen und ein centrales, mechanisches Gewebsbündel entwickelt werden. Die Mycelstränge der *Ramalina*-Ascomyceten waren dagegen wahrscheinlich schon a priori bandförmig und zeigten die Tendenz, sich in den älteren Thallustheilen abermals wieder in einzelne Stränge zu spalten. Diese schon gegebene Eigenschaft des *Ramalina*-Mycels führte dann, nach gefestigter Symbiose mit den bezüglichen Algen, unter dem Einfluss der mechanischen Kräfte zur Ausbildung mehrerer Gewebsstränge, wobei die natürliche Zuchtwahl den bereits gegebenen Bauplan fast gar nicht zu verändern brauchte. Ein besonders instructives Bild von der Wuchsweise des *Ramalina*-Thallus erhält man durch die Betrachtung der Thallusspitzen von *Ramalina reticulata* Kaplbr. Hier tritt nämlich die Neigung des bandförmigen Thallus, sich wieder in mehrere Thallusstränge zu spalten, schon makroskopisch zu Tage und führt zur Bildung eines zierlichen Netzwerkes. Da bei der Formirung des letzteren bedeutende Spannungen entstehen, so wird das zwischen den Strängen und den Anastomosen derselben liegende Thallusgewebe gewöhnlich zerrissen, und der Thallus wird an vielen Stellen zugleich durchlöchert. Die einzelnen Gewebsstränge des stehen gebliebenen Netzwerkes umgeben sich dann später mit einer selbständigen Gonidien- und Rindenschicht. Ähnliche Bildungen, nur minder deutlich, treffen wir übrigens auch bei unseren einheimischen Ramalinen.

Zu den vorwiegend biegungsfest gebauten, strauchartig wachsenden Flechten gehören *Bryopogon*, *Oropogon*, *Alectoria*, *Dufourea*, *Cornicularia*, *Sphaerophorus*, *Acroscyphus*, *Cladonia* und *Stereocaulon*, *Pilophorus* und *Roccella*.

Bei den Arten dieser Gattungen sind nämlich die mechanisch widerstandsfähigen Hyphen an die äusserste Peripherie gerückt. Wenn *Bryopogon*, trotzdem es ursprünglich biegungsfest gebaut ist, nicht einen aufrechten Habitus zeigt, so liegt die Ursache dieser Erscheinung nach Schwendener[1] in einem ungewöhnlich starken Längenwachsthum. Dass die an unseren Bäumen wie Bärte herabhängenden *Bryopogon*-Formen auch zugfest gebaut sein müssen, versteht sich von selbst. Die Zugfestigkeit wird theilweise durch die Festigkeit und Elasticität der Rindenhyphen, theils durch die Verkleinerung des Thallusquerschnittes bedingt. Einen ganz ähnlichen Bau wie *Bryopogon* zeigen auch *Alectoria*, *Cornicularia* und *Oropogon*; doch treten bei den oben genannten Gattungen die aufrecht wachsenden Formen in den Vordergrund.

Bei *Sphaerophorus* und *Acroscyphus* wird der sehr dicke, aber etwas brüchige mechanische Mantel durch ein Füllgewebe ausgesteift. Hier tritt also wieder eine Differenzirung des primären Markes in ein luftführendes und in ein Füllgewebe ein. Letzteres besteht aus parallelen, ziemlich dicht aneinanderliegenden und vorzüglich longitudinal verlaufenden Hyphen.

Roccella besitzt in seiner dicken, eigenthümlich gebauten Rinde einen ausgiebigen Schutz wider biegende und insbesondere ziehende Kräfte. Die Rinde besteht bekanntlich aus dicken, häufig lufthältigen, palissadenartig neben einander stehenden Hyphen, welche senkrecht zur Oberfläche orientirt sind. An ihrer Basis bilden die senkrecht stehenden Rindenhyphen ein dichtes Geflecht, welches allmälig in das verworrene Filzgewebe des Markes übergeht. Der *Roccella*-Thallus kann von den stärksten Stürmen gepeitscht werden, ohne zu zerreissen oder einzuknicken, denn das unterrindige Geflecht ist ausserordentlich zugfest construirt, während anderseits der biegungsfeste mechanische Mantel allen Gefahren leicht trotzt,

[1] Schwendener, Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotyledonen, Leipzig 1874.

indem bei den stärksten Biegungen die Palissaden auf der convexen Seite bloss etwas ihre Querschnittsform zu verändern brauchen, um den stärksten Druck oder Zug zu compensiren. Zu diesem Ende besitzt jede Palissade eine elastische Hülle, ich meine seine Gallerthülle, die eine solche Querschnittsveränderung sehr erleichtert.

Auch die Podetien von *Cladonia* und *Stereocaulon* sind vorzugsweise biegungsfest gebaut. Doch repräsentiren sie in Bezug auf die Festigkeit einen eigenen Typus. Denn bei den genannten Gattungen liegt der assimilirende Apparat an der Aussenfläche des Cylinders und dann kommt erst das mechanisch widerstandsfähige Gewebe, während es sich bei den übrigen vorwiegend biegungsfest gebauten Arten gerade umgekehrt verhält. Bei *Stereocaulon* werden aus einem horizontalen Mycel, das bei den grösseren südamerikanischen Arten stromatisch werden kann, zahlreiche mehr oder minder dicke Mycelstränge theils bogenartig, theils senkrecht aufgerichtet (Abh. 1, Taf. I, 7). Schon das horizontale Mycel birgt zahlreiche Gonidiennester, welche auch von den aufgerichteten Mycelsträngen in die Höhe gehoben werden. Die Hyphen der aufgerichteten Mycelstränge (Podetien) differenziren sich später in zwei Gewebe, nämlich in einen peripherischen, krausen, lufthältigen Filz und in einen centralen, aus dichten und vorherrschend longitudinal verlaufenden Hyphen bestehenden Strang. Letzterer ist der mechanisch widerstandsfähige Theil, während der peripherische Filz eine Art von Durchlüftungsmantel darstellt (Abh. 1, Taf. II, 5 und 7). Die gonidienführenden Thallusschüppchen oder Körnchen bilden sich ausschliesslich in diesem Mantel, und zwar entweder aus den emporgehobenen Gonidien oder aus angeflogenen Algen derselben Art oder nicht derselben Art (Cephalodien).

Die Hyphen des Luftmantels bleiben nämlich trotz ihrer Dicke lange lebend und sind wahrscheinlich in Folge eines chemiotropischen Reizes,[1] den die angeflogene Alge auf sie

---

[1] Dass Pilze leicht auf gewisse chemische Reize in der Weise reagiren, dass die Hyphen nach der Reizstelle hin wachsen oder sich von ihr abwenden, hat jüngst Miyoshi bewiesen.

Siehe Miyoshi, Über den Chemotropismus der Pilze, Leipzig 1894.

ausübt, stets zu einer lebhaften Zweigbildung, eventuell zur Einstrickung der Alge bereit. Im späteren Alter kann an den unteren Theilen der Podetien der ganze Luftmantel sammt allen gonidienführenden Thalluskörnchen abgestossen werden. Dasselbe gilt für den horizontalen Thallus oder für das thallodische Stroma, wo ein solches vorhanden ist, wie z. B. bei *Stereocaulon proximum*.

Die Podetien der Cladonien stellen bekanntlich nach Krabbe's[1] gründlichen Untersuchungen verzweigte Fruchtkörper dar, welche aus besonderen Anlagen entspringen. Ich stehe ohne jeden Vorbehalt auf demselben Stundpunkte, d. h. auch ich glaube, dass die Cladonienpodetien den morphologischen Werth von Apothecien besitzen. Da ich aber die Apothecien selbst nicht als Früchte im Sinne Kerner's[2] gelten lassen kann, weil sie ihre Entstehung nicht einem Befruchtungsprocesse verdanken, sondern dieselben nur für besonders differenzirte Mycelsprosse erklären muss, so unterscheiden sich die Podetien der Cladonien von den Pseudopodetien von *Stereocaulon* in summa durch die Thatsache, dass bei *Cladonia* die Podetien aus einer besonderen Anlage (Primordium) hervorgehen, bei letzterer nicht. Im übrigen sind die Podetien beider Gattungen, sowie jedes Apothecium überhaupt, nur modificirtes Mycel. Der mechanisch widerstandsfähige Theil des Cladonienpodetiums bildet einen Hohlcylinder, der aus vorwiegend longitudinal verlaufenden, stark verdickten Hyphen gebildet wird und einen mehr oder minder breiten, mit Luft erfüllten Hohlraum einschliesst. Die äussere Mantelfläche des mechanisch widerstandsfähigen Gewebes wird von lockeren, krausen Hyphen bekleidet, die stets zu einer lebhaften Zweigbildung, beziehungsweise Umstrickung angeflogener Soredien oder Algen bereit sind. Aus diesen lockeren Hyphen entwickeln sich auch thatsächlich die vereinzelten gonidienführenden Körnchen oder Schüppchen, beziehungsweise das zusammenhängende thallodische Kleid der Podetien. Letzteres besitzt

[1] Krabbe, Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Cladonien. Leipzig 1891.

[2] v. Kerner, Pflanzenleben. 2, Theil, S. 43. (Definition und Eintheilung der Früchte.)

bekanntlich wie die einzelne Schuppe eine eigene Gonidien-, Rinden- und Markschichte.[1]

Pilophorus[2] besitzt bekanntlich eine grosse Ähnlichkeit theils mit *Cladonia*, theils mit *Stereocaulon*. Der mechanisch widerstandsfähige Theil des Podetiums umschliesst jedoch nur einen sehr engen Hohlraum, der zudem noch mit Markhyphen theilweise ausgefüllt wird.

Die bilateral gebauten Strauchflechten und der grösste Theil der Laubflechten stellen in Bezug auf die Festigkeit plattgedrückte Hohlcylinder (Träger) vor, bei welchen die obere und untere Rinde als Gurtungen, das elastische Filzgewebe des

---

[1] Von diesem allgemeinen Typus können jedoch die Podetien von *Cladonia* mitunter ziemlich weit abweichen. Bei der neuholländischen *Cl. aggregata* Gschw. z. B. bildet die gemeinsame Rinde des thallodischen Podetienkleides eine zusammenhängende dicke Schichte, welche zugleich die Function eines mechanischen Gewebes übernehmen muss, denn der innere mechanische Mantel unter der Gonidienschichte ist nur angedeutet und zu einer gewöhnlichen Markschichte reducirt.

Bei einer neuseeländischen *Cladonia*-Species, welche ich der Güte des Herrn Prof. v. Höhnel verdanke, verhält sich die gemeinsame Rinde des Podetiums ähnlich, nur kommen innerhalb derselben strangartige Bildungen, welche reichlich untereinander anastomosiren und die Festigkeit der äusseren Rinde bedeutend erhöhen, vor. Hie und da bilden sich zwischen den erwähnten Verstärkungen einzelne runde Löcher aus, welche bis in die grosse Höhle des Podetiums führen.

Sehr eigenthümlich ist auch die *Cladonia retipora* gebaut. Bei dieser neuholländischen Art besteht nämlich die Masse des Podetiums aus mehreren isolirten Hyphensträngen, die durch mannigfache Anastomosen so mit einander verbunden sind, dass die Flechte ein ganz eigenthümliches, wabiges oder korallenartiges Aussehen erhält. Zwischen den Strängen und ihren Querverspreitzungen entstehen grosse, mit Luft erfüllte Räume, die nur an ihren Grenzen mit einem lockeren, gonidienführenden, markartigen Hyphenfilze sehr ungenügend ausgefüttert werden. Selbstverständlich bilden die erwähnten Hyphenstränge auch das mechanisch widerstandsfähige Gewebe, an welches übrigens, was die Festigkeit anbelangt, nur sehr geringe Anforderungen gestellt werden, weil die genannte Flechte, wie unser Sphagnum, in dichten Polstern wächst, in welchen ein Individuum zugleich das andere stützt. Erwähnenswerth ist noch die Thatsache, dass bei dieser Flechte die mechanischen Stränge zugleich als vorzügliches Leitorgan für die Wasserzufuhr functioniren.

[2] Über die interessante Gattung *Pilophorus* siehe H. Fries. Comm. Ster. 1857 und Lichenographia Scandinavica p. 54.

Markes aber als Füllung fungiren. Doch kommt es auch bei den bilateralen Flechten zu mannigfaltigen Abweichungen von dem allgemeinen Schema. So haben z. B. einige Arten der Gattung *Cetraria*, wie *C. islandica*, *C. cucullata* und *C. nivalis* einen aufrechten Wuchs und stellen ihren Thallus fast senkrecht so auf, dass das Licht fast in gleicher Weise beide Thallusseiten trifft. Da aber ein hauptsächlich nur in einer Fläche entwickelter Körper nur sehr schwer aufrecht stehen bleibt, so wird behufs grösserer Festigkeit der untere Theil des Thallus röhrenförmig oder dütenförmig eingerollt. Jene Cetrarien aber, welche nicht aufrecht wachsen, sondern sich wie Parmelien mehr der Unterlage anschmiegen, wie z. B. *C. pinastri*, benöthigen dieses ausschliesslich der Festigkeit dienenden Mittels nicht, und in Folge dessen wird auch der Thallus an seiner Basis nicht eingerollt.

Die Arten der Gattungen *Parmelia* und *Xanthoria* werden durch solide Hyphenbündel, die ihrerseits zugfest gebaut sind, an die Unterlage befestigt.[1] Da sie sich gewöhnlich ziemlich dicht dem Substrate anschmiegen, so bieten sie im Allgemeinen dem Winde wenig Widerstand, und in Folge dessen kommt es bei diesen Gattungen auch nur selten zu besonderen mechanischen Einrichtungen. Einzelne Ausnahmen mögen indessen immerhin vorkommen. So greift z. B. die mächtig entwickelte Rindenschichte von *Parmelia Hottentotia* mit einem System leistenartiger Vorsprünge bis tief in die Gonidienschichten hinein. Wahrscheinlich hat jedoch diese Vorrichtung den Hauptzweck, die Verdunstung der Flechte so viel als möglich zu reduciren. Mechanisch wirkt sie wie ein System oberflächlicher Verspreizungen, welches die Einrollung des Thallus vom Rande her verhindert und dessen Festigkeit überhaupt bedeutend erhöht.

Bei *Physcia* und *Tornabenia* treffen wir wieder auf Arten mit fast strauchförmigem Wuchse. Die grösseren derselben

---

[1] Wenn diese Rhizinienbündel auf ein Substrat treffen, in das sie nicht eindringen können, so entwickelt sich an ihrem Ende die von Lotsy entdeckte Haftscheibe. Siehe J. P. Lotsy, Beiträge z. Biologie der Flechtenflora des Grünebergs bei Göttingen. Inaugural-Dissertation. Göttingen 1890.

zeigen auch thatsächlich vereinzelte mechanische Stränge, welche sich theils an die Rinde anlegen, theils im Marke verlaufen.

Die Arten der Gattungen *Sticta* und *Ricasolia*, welche oft in grossen Lappen von den Felsen und Bäumen herabhängen, werden wohl theilweise durch Haftfasern an das Substrat befestigt und bieten nur an den freieren Randpartien dem Winde einen Angriffspunkt. Ihr Thallus zeigt nicht selten leistenförmige Erhöhungen, welche vielfach mit einander communiciren und demselben, besonders bei *Sticta*, oft ein netzaderig grubiges Aussehen geben. Ich halte die aderförmigen Auftreibungen für ein System von Verspreizungen, welches hauptsächlich mechanischen Zwecken dient und die Festigkeit des relativ dünnen, aber sehr ausgebreiteten Thallus erhöht. Einige grössere, bilateral gebaute Flechten sitzen mit einer Art von Haftscheibe oder Gomphus auf ihrer Unterlage. Die Hyphen des Gomphus legen sich, unter Benützung jeder Unebenheit, so ausserordentlich fest an das Substrat an, dass selbst die stärksten Stürme diese Flechten nicht von den Felsen reissen können. Hierher gehören die meisten Arten von *Endocarpon*, *Umbilicaria* und *Gyrophora*. Diese Flechten sind sämmtlich durch den Umstand ausgezeichnet, dass ihre Rinde an der unteren Seite mächtiger entwickelt ist als an der oberen. Wie lässt sich nun diese Structureigenthümlichkeit erklären? Behufs Beantwortung dieser Frage glaube ich darauf hinweisen zu sollen, dass die Zugkraft des Sturmes hauptsächlich auf jene Theile des flächenförmigen Thallus wirken müssen, welche sich in der Nähe der Haftscheibe befinden, also auf Theile der unteren Seite. Diese müssen vor Allem zugfest gebaut sein, um dem Zerreissen zu widerstehen. Die obere Thallusseite ist mehr Knickungen und Faltungen, also Druckkräften ausgesetzt, welche jedenfalls leichter überwunden werden können wie die mächtigen Zugkräfte der Stürme. Übrigens erhöht die ungleichmässig verdickte obere Rinde bei *Gyrophora* und die netzig grubige Beschaffenheit des ganzen Thallus von *Umbilicaria* die allgemeine Festigkeit, namentlich gegen die seitlich wirkenden ziehenden und scherenden Kräfte. Der Thallus von *Endocarpon* gleicht aber einem Träger, dessen Gurtungen durch

ein besonderes Füllwerk (Pseudoparenchym) von einander getrennt gehalten werden. Im durchfeuchteten Zustande aber zeigt er überdies eine Zähigkeit und eine Elasticität, welche an den Kautschuk erinnert.

Die Arten der Gattungen *Peltigera*, *Solorina* und *Nephroma* sind entweder mit ihrer ganzen Unterseite an das Substrat festgewachsen oder wenigstens durch eigenthümliche Hyphenstränge, die Rhizinae stuppeae, sehr sicher verankert. Die Rhizinen, welche bei *Peltigera* sehr tief und senkrecht in das Substrat eindringen und sich mit der Unterseite des Thallus mit dem Aderfilz vereinigen, haben übrigens neben der Befestigung des Thallus auch noch andere Aufgaben, namentlich die Wasserzufuhr zu besorgen. Vom Standpunkt der Festigkeit ist nur zu bemerken, dass sie sehr zugfest gebaut sind und dem Zerreissen einen bedeutenden Widerstand entgegensetzen. Sonst finden sich bei den genannten Gattungen keine auf die Festigkeit bezughabenden auffallenden Eigenthümlichkeiten.

Dasselbe gilt im Grossen und Ganzen auch für das Heer der Krustenflechten, was übrigens nicht zu verwundern ist, wenn man bedenkt, dass die in Rede stehenden Organismen sich meist ziemlich dicht an ihre Unterlage anschmiegen und daher weder als Träger der eigenen Masse, noch als Widerstandsobjecte gegen den Wind besonders in Betracht kommen. Doch sind selbst hier noch Spuren zu verfolgen, dass auch sie der Herrschaft des mechanischen Princips unterstehen. Ich erinnere z. B. nur an die Stiele der Apothecien von *Baeomyces* und *Sphyridium*, welche cylindrische Träger darstellen.

Was die Gallertflechten anbelangt, so können sich dieselben nur dann zu stattlicheren, strauchartigen Formen erheben, wenn sie von den Hyphen gegurtet werden, oder mit anderen Worten, wenn ein aus Hyphen bestehendes Rindengewebe der gallertigen Masse die nöthige Festigkeit gibt. Die Richtigkeit dieser Behauptung springt sofort in die Augen, wenn man die Arten der Gattungen *Leptogium* und *Lichina* mit denen der übrigen Collemaceen vergleicht.

Schliesslich will ich noch einen Fall vorführen, welcher zeigt, dass manche Flechten auch eine ziemlich grosse rück-

wirkende Festigkeit besitzen können. Er betrifft das bekannte *Chlorangium Jussufii* Link. Von dieser Flechte hat zuerst Reichardt[1] festgestellt, dass sie ursprünglich eine Steinbewohnerin ist, deren Areolen sich auf einem derben, fädigen Hypothallus entwickeln. Im Verlaufe des weiteren Wachsthums lösen sich die Areolen, und zwar gewöhnlich mehrere auf einmal von ihrer Unterlage ab, gelangen in den Wüstensand und werden mit demselben jahrelang von dem Winde hin- und hergerollt, ohne zu Grunde zu gehen. Sie können dieses eigenthümliche Leben nur in Folge zweier Anpassungen führen. Die erste Anpassung besteht in einer Einrollung des abgerissenen Thallus zu einer Kugel, die zweite in einer ungewöhnlichen Verdickung und Festigung der die Kugel überziehenden Rinde. Die von ihrer Unterlage abgerissenen Thallusareolen bilden nämlich bald in Folge eines eigenthümlichen Wachsthumsprocesses ein ringsum geschlossenes sphärisches Gebilde. Dadurch gelangt das früher an der unteren Seite der Thallusareolen offen zu Tage liegende Mark in die Mitte des nun kugeligen Thallus, wodurch jedenfalls die Verdunstung sehr herabgesetzt wird.

Die bereits erwähnte, sehr dicke Rinde zeichnet sich neben ihrer grossen Hygroskopicität und raschen Aufnahmsfähigkeit für das Wasser auch noch durch eine merkwürdige Festigkeit aus, durch welche die Flechte eben befähigt wird, mit dem Sande jahrelang hin und her zu rollen, ohne dem Zerreiben zu unterliegen.

Sonst ist die rückwirkende Festigkeit bei den Flechten nicht eben gross. So konnte ich z. B. den im Wiener pflanzenphysiologischen Laboratorium befindlichen Apparat zum Messen der Festigkeit diverser Pflanzentheile aus dem Grunde nicht benützen, weil die Flechten durch das Einklemmen in die Messingzwingen jedesmal zermalmt wurden. Immerhin werden die angeführten Thatsachen genügen, um zu zeigen, dass auch für die Flechten dieselben Gesetze gelten, welche Schwendener

---

[1] Reichardt, Über die Mannaflechte. Verhandl. der k. k. zool.-botan. Gesellsch. in Wien, 1864 und Krempelhuber, *Lichen esculentus* Pall., ursprünglich eine steinbewohnende Flechte. Ebendaselbst 1867.

für die pflanzlichen Träger der Monocotyledonen und Dicotyledonen ermittelt hat.[1]

---

[1] Anhangsweise soll hier Erwähnung finden, dass auch bei *Ephebe, Plectospora, Omphalaria* etc. mechanisch wirksame Hyphen ausgebildet werden. Bei den untersten und ältesten Partien dieser Flechten verschwinden nämlich im Alter die bezüglichen Nähralgen sammt ihren Hüllmembranen. Die kleinen strauchartigen Flechten müssten nun umstürzen, wenn sich nicht die Hyphen des Flechtenpilzes mächtig verdickten und den ganzen Thallus trügen. In manchen Fällen färben sich auch diese verdickten Basishyphen blaugrün, wie z. B. bei *Ephebe Kerneri.* (Siehe das bezügliche Capitel meiner Flechtenstudien.)

Inhalt.
